JUL 1 1898

Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden.

Von

Prof. Hugo Eisig
in Neapel.

Mit Tafel 1—9.

Einleitung.

Während ich mit der Monographie der Capitelliden beschäftigt war, hatte ich die Absicht, auch die Embryologie der Gruppe jenem Werke einzuverleiben. Es waren aber einerseits die anatomischen, morphologischen und physiologischen Probleme allmählich zu solchem Umfange angewachsen, und es hatten sich andererseits die Eier der einzigen Form, die hinlänglich Material versprach, nämlich die von *Capitella capitata*, als so wenig günstig erwiesen, dass ich von solcher gleichzeitiger Bearbeitung damals Abstand zu nehmen und die Embryologie einer nachträglichen besonderen Publication vorzubehalten gezwungen war.

Dass nun vorliegender Nachtrag nicht in der Reihe der Monographien selbst, sondern in dieser Zeitschrift zur Publication gelangt, beruht lediglich darauf, dass eine so rein entwicklungsgeschichtliche Abhandlung nicht wohl als selbständiger Band den Subscribenten der »Fauna und Flora« passender Weise hätte dargeboten werden können.

Das ungünstige Verhalten der Eier von *Capitella* wird durch verschiedene Factoren bedingt. Zunächst sind diese Eier in Folge des massenhaft aufgespeicherten Nahrungsdotters in hohem Grade undurchsichtig. Da sie ferner zwischen zwei Membranen der Wohnröhre mehr oder weniger platt gedrückt neben einander liegen, so müssen sie zur Untersuchung frei präparirt werden, wobei sie annähernd Kugelform annehmen und dieser Übergang aus der einen

Form in die andere bringt in den meisten Fällen so starke Verlagerungen der Zellen mit sich, dass die Definition ungemein erschwert, ja nur dadurch ermöglicht wird, dass man die relativ regelmäßig gebliebenen Exemplare aus einem großen Material heraus zu gewinnen sucht. Ein weiterer noch mehr ins Gewicht fallender Umstand ist der, dass sich von den frei präparirten Eiern nur einzelne weiter entwickeln, und da für die Feststellung gewisser Theilungsfolgen auf die Continuität ihrer Beobachtung nicht verzichtet werden kann, so bleibt auch in diesem Falle nichts übrig, als aus einem großen Materiale jene seltenen Eier auszusuchen, die sich zu furchen fortfahren. Endlich ist die Dotterhaut in hohem Grade undurchlässig; nur eine einzige von den zahlreichen heute in der Conservirungstechnik zur Anwendung gelangenden Flüssigkeiten, die probirt wurden, erwies sich brauchbar, nämlich das Sublimat-Essigsäure-Gemisch.

Gegenüber so empfindlichen Nachtheilen erfordert nun aber die Gerechtigkeit, auch die Vortheile des Materials hervorzuheben. Vor Allem stehen einen großen Theil des Jahres hindurch Eier in beliebigen Mengen Tag für Tag zur Verfügung. Sodann entwickeln sie sich, vorausgesetzt, dass man sie in der von dem Mutterthiere beschützten Wohnröhre belässt, fast ausnahmslos beliebig weiter. Und auch die bereits ausgeschlüpften Larven lassen sich unter Beobachtung gewisser Cautelen, die in einem der von mir angewandten Methodik gewidmeten Anhang zu dieser Arbeit dargelegt sind, beliebig lange züchten.

Wenn es mir nun gelungen ist, trotz der vorerwähnten, insbesondere dem Studium der Furchung sich entgegensetzenden Schwierigkeiten auch die Anfänge der Eientwicklung in den Hauptzügen festzustellen, so habe ich das neben viel Geduld und einer immer weiter vervollkommneten Technik nicht zum wenigsten dem Umstande zu verdanken, dass, kurz nachdem ich meine Studien begonnen hatte, eine Arbeit erschien, in der die Furchung eines anderen für die Beobachtung allerdings sehr viel günstigeren Annelideneies in einer wohl noch für lange Zeit mustergültigen Weise dargestellt worden war, nämlich E. B. Wilson's Cell-Lineage of *Nereis*. Ich glaube nicht, dass ich ohne dieses so klare Vorbild aus den zum größten Theil verzerrten Eiern von *Capitella* jene seltenen Exemplare herauszufinden vermocht hätte, die zur Feststellung der Theilungsfolgen unerlässlich waren. Es wird sich nämlich zeigen, dass die Furchung unserer Form in den Hauptzügen mit der von *Nereis* über-

einstimmt und nur in Einem Punkte, allerdings in einem Hauptpunkte, nämlich in der Mesodermbildung (so wie dieselbe Wilson schilderte), erheblich abweicht. Da für diese Untersuchung *Nereis* in erster Linie als Vergleichsobject zu figuriren hatte, so habe ich mich auch der Wilson'schen Zellen-Nomenclatur bedient.

Das Tempo der Entwicklung hängt von der Temperatur ab; im Sommer vollzieht sie sich nämlich in etwa 10—12, im Winter in 12—14 Tagen je nach den Monaten. In Anbetracht nun, dass ich mein dargestelltes Material zahlreichen aus verschiedenen Monaten stammenden Serien von Eiern und Embryonen zu entnehmen hatte, so wurde, um Weitläufigkeiten zu vermeiden, eine mittlere Entwicklungsdauer von 12 Tagen angenommen, und demgemäß die Sommerstadien etwas älter und die Winterstadien etwas jünger, das heißt es wurden die gleichen Stadien, trotz des geringen Altersunterschiedes, als gleich alt aufgeführt.

Vorliegende Arbeit besteht aus zwei Theilen. Im ersten wurde von der Eizelle ab von Tag zu Tag zuerst die Entwicklung der Embryonen bis zum Ausschlüpfen und sodann die der Larven bis zum 9. Tage unter möglichster Berücksichtigung aller Organsysteme geschildert. Im zweiten kam es mir darauf an, die Entwicklung der einzelnen Organsysteme, ausgehend von den Keimblättern und unter Heranziehung des Vergleichbaren, im Zusammenhange darzustellen. Außerdem kamen noch verschiedene Probleme allgemeiner Natur, wegen deren ich auf das Inhaltsverzeichnis verweise, zur Erörterung.

Wie das bei embryologischen Untersuchungen in der Regel der Fall ist, so leidet auch die vorliegende an einer großen Ungleichheit in der Behandlung der Organsysteme, indem eben allein diejenigen, wofür sich das Object günstig erwies, eingehend erforscht werden konnten. Wenn ich von den unserer Form überhaupt mangelnden Circulations- und Respirationsorganen sowie von den erst im fertigen Thiere aus dem Peritoneum sich entwickelnden Geschlechtsorganen absehe, so bleibt noch übrig, in dieser Hinsicht zunächst der Stammesmuskulatur zu gedenken, deren Sonderung aus den Zellen der Somatopleura wegen der außerordentlichen Kleinheit der Elemente unaufgehellt bleiben musste, sodann des Nervensystems, von dem aus dem gleichen Grunde das Histogenetische nur in geringem Grade berücksichtigt werden konnte, endlich des Excretionsapparates, indem ja die definitiven Nephridien erst in heranwachsenden Thieren sich aus dem Peritoneum zu bilden beginnen, die

provisorischen aber für die Details der Entwicklung sich wenig günstig erwiesen.

Wegen der Ausbildung der Geschlechtsproducte, Eiablage, Copulation und Brutpflege der Mutterthiere verweise ich auf meine Monographie der Capitelliden pag. 280—287 und 791—793. Die der ersten Theilung des Eies vorausgehenden Processe der Eireifung und Befruchtung habe ich ganz unberücksichtigt gelassen, da hierfür das undurchsichtige, mit Dotter überladene Ei von *Capitella* ein nichts weniger als einladendes Object darbietet und ich überdies von Anfang an beschlossen hatte, rein Cytologisches nur in so fern zu berücksichtigen, als es für das Verständnis der morphologischen Fragen unerlässlich war.

Schließlich habe ich noch meiner Vorgänger zu gedenken.

Van Beneden (57 pag. 21—24), dem wir die erste eingehende anatomische Erforschung von *Capitella* verdanken, hat auch zum ersten Mal Angaben über das Ei, die Furchung und die frühen Larvenstadien gemacht. Die späteren Larvenstadien wurden dann genauer von Claparède & Mecznikow (69 pag. 191—192) beschrieben.

Erster Theil.

I. Entwicklung des Embryos.

Erster Tag (Tafel 1 und 2).

Bildung der Polkörper (Fig. 1).

Während der Bildung des 1. Polkörpers erleidet die bis dahin glatt anliegende Dotterhaut eine derartige Faltung, dass sie (nebst der darunter gelegenen homogenen, aus dem Dotter ausgetretenen Plasmaschicht) im optischen Schnitte wie ein gedrehtes Tau erscheint. Zugleich macht das Ei häufig drehende und springende Bewegungen, ein Hügel sehr durchsichtigen Plasmas wölbt sich vor, und im Bereiche dieses Hügels erscheint der 1. Polkörper. Fig. 1 stellt ein in diesem Momente fixirtes Ei im optischen Schnitte dar. Um das Keimbläschen herum und unter der homogenen Kuppe erkennt man eine von den Deutoplasmakügelchen sich scharf abhebende Protoplasmaansammlung. Die Schrumpfung der Dottermembran sowie die tanzenden Bewegungen des Eies (die sich übrigens auch bei späteren Theilungen in geringerem Grade constatiren lassen) hängen wohl hauptsächlich mit dieser Concentrirung des Protoplasmas zusammen.

Nach der Ausstoßung des 1. Polkörpers verharrt das Ei etwa 15 Minuten in Ruhe, worauf sich dieselben Bewegungen und Membrancontractionen wieder einstellen und nach etwa $1^1/_2$ Stunden zur Bildung des 2. Polkörpers führen. In der Regel beschränkt sich die Zahl der Polkörper auf 2; aber es finden sich zuweilen auch deren 3, und dies wird (wie bei so vielen anderen Thieren) dadurch bedingt, dass der zuerst gebildete dieser Körper eine Theilung erfährt. Die Polkörper bezeichnen auch hier den oberen oder dorsalen Pol des Eies, resp. den vorderen Pol des Embryos und verharren meist 1—2 Tage hindurch in dieser Lage, um sodann unter Zeichen der Degeneration in den Dotter einzusinken und schließlich zu verschwinden.

2-Zellenstadium (Fig. 2 und 3).

Unter meinen fixen Präparaten (und auf diese ist man hierfür bei der vollkommenen Undurchsichtigkeit des frischen Eies lediglich angewiesen) fanden sich zufällig keine, welche die Momente der Annäherung und Verschmelzung von Ei- und Spermakern in befriedigender Weise demonstrirt hätten. Da mir nun, wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, die Probleme der Eireifung und Befruchtung in Anbetracht des wenig günstigen Objectes fern lagen, so bemühte ich mich auch nicht weiter um diese Stadien, so dass ich gleich zur Beschreibung der 1. Theilung des Furchungskernes, resp. des copulirten Eies überzugehen habe.

Erst 2 Stunden nach Ausstoßung des 2. Polkörpers, also etwa 4 Stunden nach der Befruchtung erfolgt diese 1. Theilung, wogegen dieselbe bei *Nereis* schon 75 Minuten nach der Befruchtung vor sich geht. Die betreffende Furche schneidet constant im Bereiche der Polkörper, und zwar, wie sich aus späteren Stadien ergiebt, parallel zur künftigen Querachse ein und theilt das Ei in einen kleineren vorderen und in einen größeren hinteren Abschnitt, Fig. 2 *A—B* und *C—D*. Letztere Figur lässt auch erkennen, wie die bei tieferer Einstellung eingezeichneten und noch nicht vollkommen von einander geschiedenen, um die Kerne angesammelten Plasmamassen an dieser Größendifferenz entsprechend participiren.

4-Zellenstadium (Fig. 3 und 4).

Die 2. Theilung erfolgt etwa $1^1/_2$ Stunden später. In Fig. 3 habe ich ein im $^1/_2$-Profil gelegenes Ei im optischen Schnitte abgebildet, welches die bezüglichen Kernspindeln aufweist, und Fig. 4

demonstrirt ein solches, in dem die Theilung nahezu vollendet ist. Häufig eilt bei dieser Theilung die vordere Blastomere der hinteren etwas voraus, so dass vorübergehend ein Stadium von 3 Zellen zu Gesicht kommt. Die 2. Theilungsfurche ist auf die vorhergehende rechtwinklig gerichtet, und die durch sie gelegte Ebene bezeichnet annähernd die künftige Medianebene. Während die vordere Blastomere in nahezu gleich große Theilstücke zerfällt, entstehen aus der hinteren sehr ungleiche Producte, indem *C* von *D* bedeutend an Größe übertroffen wird, derart, dass nun 3 fast gleich große (*A*, *B*, *C*) und Eine viel größere Blastomere oder Makromere (*D*) vorhanden sind. Diese Größendifferenz ist in so fern von Interesse, als es gerade *D* ist, welches weiterhin, ähnlich wie bei anderen Anneliden, die beiden Somatoblasten, also das Material für die meisten Organanlagen liefert. Fig. 4 zeigt vom oberen Pole die bekannte Rauber'sche Brechungslinie. Im Gegensatze zu *Nereis*, wo nach Wilson diese Linie dorsal von links nach rechts und ventral von rechts nach links (bei Ansicht vom oberen Pole) verläuft und demgemäß dorsal *A* und *C* und ventral *B* und *D* in Contact stehen, läuft diese Linie bei *Capitella* sowohl dorsal als auch ventral von rechts nach links gerichtet (bei Ansicht vom unteren Pol natürlich von links nach rechts), so dass von beiden Seiten aus *B* und *D* an einander stoßend und *A* und *C* getrennt erscheinen. Wenn aber auch weitaus in den meisten Fällen diese Richtung eingehalten wird, so kommen doch Ausnahmen vor, in denen die betreffende Linie von links nach rechts (bei Ansicht vom unteren Pol von rechts nach links) verläuft, so dass dieselbe zur Orientirung immerhin mit Vorsicht zu gebrauchen ist. Ein ähnlicher Gegensatz, wie der hier hervorgehobene, wurde auch von Crampton (96 pag. 4) bei Mollusken wahrgenommen, wo *Ilyanassa* sich ähnlich wie *Capitella* und *Physa*, *Limnaea* sowie *Planorbis* ähnlich wie *Nereis* verhalten.

8-Zellenstadium. Temporäre Abplattung der Mikromeren und Annäherung derselben an die Makromeren. Bedeutung des 1. Mikromeren-Quartetts. Seine Verkennung durch v. Wistinghausen (Fig. 5 u. 6).

2—3 Stunden nach erfolgter 4-Theilung ist die 3. im Gegensatze zu der 1. und 2. horizontal verlaufende Furchung im Gange und nimmt etwa eben so lange für sich in Anspruch, so dass dieses bei *Nereis* schon $1^3/_4$ Stunden nach der Befruchtung auftretende Stadium bei *Capitella* erst ungefähr $10^1/_2$ Stunden nach dieser

erreicht wird. Die Einleitung zur 8-Theilung bildet die schon in Fig. 4 erkennbare Annäherung der die 4 Makromerenkerne umgebenden Plasmamassen an den oberen Pol, und das Resultat ist die Abschnürung von 4 hellen, im Verhältnis zu den Makromeren sehr kleinen, unter sich aber annähernd gleich großen Zellen, nämlich der Mikromeren 1. Generation *a*1—*d*1 (Fig. 5 und 6). Wie bei *Nereis*, so pflegen auch hier weitaus in den meisten Fällen die hinteren Mikromeren vor den vorderen zur Abschnürung zu gelangen, und wie bei verschiedenen anderen Anneliden sowie Polycladen und Mollusken, so erfolgt auch hier diese erste Mikromeren-Abschnürung in einer rechthändigen Spirale (dexiotrop) derart, dass je eine Mikromere zwischen zwei Makromeren zu liegen kommt.

Während sich diese Mikromeren anfangs halbkuglig vorwölben, so findet man sie bald nach ihrer Entstehung den Makromeren platt anliegend. Ja diese Annäherung und Abplattung der Mikromeren kann so weit gehen, dass man oft Mühe hat, ihre Grenzlinien zu bestimmen. Erst wenn sie sich wieder zu weiterer Theilung anschicken, pflegen sie sich wieder abzurunden. Dieselbe Beobachtung kann man auch an den Mikromeren 2. und 3. Generation sowie an deren Theilungsproducten gelegentlich machen, und dass die betreffende Erscheinung nicht auf *Capitella* beschränkt ist, geht aus einer Arbeit F. Schmidt's (94 pag. 695)[1] hervor, der eine ganz ähnliche Beobachtung vom Pulmonatenei beschrieben hat. Ja, wie ich aus der kürzlich erschienenen Abhandlung Meisenheimer's (96 pag. 424) ersehe, wurden ähnliche Beobachtungen schon von einer Reihe von Forschern bei Mollusken beschrieben, und genannter Autor gedenkt auch vergleichbarer Erscheinungen des sich furchenden Tricladeneies.

Über das Schicksal dieses 1. Mikromeren-Quartetts herrscht in der Darstellung von Wilson einer- und v. Wistinghausen andererseits ein (in Anbetracht, dass es sich um ein und dieselbe Thiergattung handelt) schwer verständlicher Gegensatz. Nach Wilson (92 pag. 395) nämlich erleiden diese 4 Mikromeren (im Gegensatze

[1] Die betreffende Angabe lautet: »Alle 8 den Keim zusammensetzenden Zellen runden sich vollkommen ab, um dann nach einiger Zeit wieder den Process der gegenseitigen Annäherung und endlichen Verschmelzung durchzumachen Dieser eigenthümliche Vorgang wiederholt sich überhaupt bis in die spätesten Furchungsstadien, doch kommt es später nicht mehr zur Bildung so vollständig abgerundeter Keimkugeln wie in den ersten Furchungsstadien, was seinen Grund darin hat, dass in späteren Stadien nicht mehr alle Zellen des Keimes gleichzeitig die Theilung durchmachen und daher auch nicht mehr gleichzeitig die derselben vorausgehenden Umwandlungen erfahren.«

zu denjenigen 2. und 3. Generation) eine lange Reihe höchst charakteristischer Theilungen, wobei sie selbst nach Art von Teloblasten als Mutterzellen fortdauernd sich kenntlich erhalten, und die Producte dieser Theilungen liefern das Material für distincte Larvenorgane, nämlich für den Prototroch, für die Excretionszellen und die ganze obere Trochophora-Hemisphäre. Nach v. Wistinghausen (91 pag. 53) dagegen bleiben diese 4 von ihm als Encephaloblasten bezeichneten Mikromeren längere Zeit ungetheilt am oberen Pole liegen, um sich erst in einem relativ späten Stadium zu vermehren und Anlagen zu bilden, aus denen sich das Gehirn und die Sinnesorgane des Kopfes, also definitive Theile des Annelids entwickeln. Aus dem Nachfolgenden wird sich ergeben, dass sich *Capitella* in den Mikromeren 1. Generation (wenigstens was ihre Theilungen bis zum 32- oder 64-Zellenstadium betrifft; über ihre Beziehungen zu den erwähnten Larvenorganen kam ich zu keinen so bestimmten Resultaten wie Wilson bei *Nereis*) genau conform der Darstellung Wilson's verhält, und da dieser Autor (92. Appendix) selbst bei verschiedenen anderen Anneliden ein durchaus identisches Verhalten constatiren konnte, ja, da sich überdies hierin zugleich volle Übereinstimmung in so weit von einander abstehenden Thiergruppen wie Polycladen und Mollusken ergeben hat, so kann kein Zweifel mehr darüber walten, dass v. Wistinghausen in diesem Punkte einem allerdings schwer zu begreifenden Irrthume verfallen ist. Die Thatsache übrigens, dass dieser Autor die so charakteristischen, aus diesem 1. Quartett hervorgehenden Anlagen des Prototrochzellen-Ringes, sowie der Rosette und des Kreuzes weder erwähnt noch abgebildet hat, ist ein Beweis dafür, dass er die fraglichen Zellen überhaupt nicht in ihren weiteren Theilungen verfolgt haben kann.

8—16-Zellenstadium durch Theilung des 1. Mikromeren-Quartetts und Bildung des 2. Mikromeren-Quartetts. Entstehung des 1. Somatoblasten, der Trochoblasten und der Oesophagoblasten (= Stomatoblasten Wilson) aus Zellen dieser beiden Quartette. Seltenes Auftreten des 3. Mikromeren-Quartetts vor der Theilung des 1. (Fig. 7—12).

Während die 2. und 3. Furchung nahezu synchronisch zu erfolgen pflegen, wird bei *Capitella* schon bei der 4., wo sich gemäß dem unten pag. 88 aufgeführten Schema der Theilungsfolge zuerst die Makromeren zur Bildung der 2. Mikromerengeneration und dann

die Mikromeren 1. Generation theilen sollten, die Regelmäßigkeit dieses Processes durch Vorauseilen einzelner Zellen gestört. Zunächst gilt dies für den 1. Somatoblasten $d2 = X$, indem dieser nicht selten bereits gleichzeitig mit, meist aber etwa $^1/_2$ Stunde nach der 8-Theilung zu entstehen pflegt. Fig. 7 zeigt ein solches Ei vom 8-Zellenstadium von unten kurz nach der Entstehung des genannten Somatoblasten. Hinsichtlich der anderen in Betracht kommenden Zellen herrscht keine Constanz. Fig. 8 z. B. repräsentirt ein Ei, wo (immer abgesehen von dem in der Regel zuerst auftretenden X) alle Mikromeren der 1. Generation dexiotrop die Theilung erfahren haben, und von denjenigen der 2. Generation allein $b2$ in Bildung begriffen ist. Fig. 10 hingegen ein solches, wo umgekehrt alle Mikromeren der 2. Generation leiotrop entstanden sind, wo sich aber von denen der 1. Generation allein die (stets den vorderen in der Theilung vorausgehenden) hinteren, nämlich $c1$ und $d1$, getheilt haben. Fig. 11 endlich stellt ein ähnliches Ei dar, wo die vorderen Mikromeren der 1. Generation ebenfalls in Theilung begriffen sind, und in Folge dessen das 16-Zellenstadium nahezu complet ist. Die 4. Furchung nimmt etwa 5 Stunden in Anspruch, so dass das betreffende Stadium, welches bei *Nereis* $2^1/_2$ Stunden nach der Befruchtung schon im Gange ist, hier erst ungefähr $15^1/_2$ Stunden nach dieser erreicht wird. Von einer Furchungshöhle ist weder jetzt noch später etwas zu sehen; dieser Mangel wird wohl durch die große in den Makromeren angehäufte Dottermenge bedingt.

Aus den ersten Theilungsproducten der 1. Mikromerengeneration, nämlich aus $a11$—$d11$ entsteht in Folge weiterer Theilungen und eigenthümlicher Verlagerungen bei *Nereis*, den so genauen Untersuchungen Wilson's entsprechend, ein Zellengürtel, aus dem weiterhin der Prototroch hervorgeht, wesshalb auch genannter Autor diese Zellen als Trochoblasten bezeichnet hat. Obwohl das Tempo der Theilungen, der Modus der Verlagerung, sowie die Zahl der am Gürtel participirenden Trochoblastenzellen-Derivate, wie sich aus Nachfolgendem ergeben wird, bei *Capitella* mannigfache Abweichungen erkennen ließen, und es mir überdies nicht gelungen ist, die Continuität zwischen Trochoblasten und Prototroch (in Folge der so verspäteten Ausbildung des letzteren) zu constatiren, so stehe ich doch in Anbetracht der großen allgemeinen Übereinstimmung und im Hinblick darauf, dass Wilson (92 Appendix pag. 456) die Genese des Prototrochs auch bei verschiedenen anderen Anneliden durchaus übereinstimmend mit derjenigen von *Nereis* gefunden hat, nicht an, auch

bei *Capitella* diesen Zellen eine ähnliche Bedeutung zuzuerkennen, das heißt sie ebenfalls als Trochoblasten zu bezeichnen.

Das 2. Mikromerenquartett bietet ein von dem des 1. sehr divergentes Verhalten dar, indem ja Eine der ihm zugehörigen Zellen, nämlich *d* 2, den 1. Somatoblasten repräsentirt, und die 3 übrigen, nämlich *a* 2—*c* 2, Wilson's »Stomatoblasten« (deren Derivate späterhin den vorderen und seitlichen Rand des Blastoporus einnehmen), das Material für den ectodermalen Abschnitt des Darmcanals liefern. Nach Wilson entwickeln sich aus diesen Stomatoblasten das Stomodäum und ein Theil des Ectoblasts der unteren Hemisphäre. Ich habe, wie aus dem Nachfolgenden erhellen wird, gegründete Anhaltspunkte dafür, dass bei *Capitella* aus diesen Wilson'schen Stomatoblasten in erster Linie der Oesophagus entsteht, und bezeichne sie daher im Gegensatze zu den weiterhin zu besprechenden Zellen, die in Wahrheit die Stomatoblasten repräsentiren, als Oesophagoblasten.

Was nun die hinsichtlich ihrer prospectiven Bedeutung interessanteste Zelle dieses Stadiums betrifft, nämlich *d* 2 = *X*, den 1. Somatoblasten v. Wistinghausen's und Wilson's, so fällt zunächst ihre hier geradezu colossale Größe auf, so dass sich denn auch *D* nach ihrer Bildung so bedeutend reducirt erweist, dass es die übrigen Makromeren nur wenig mehr an Umfang übertrifft. Stürmische Vorgänge machen sich während der Bildung dieses *X* in *D* geltend, Vorgänge, welche nicht nur durch ausgiebige Bewegungen und Verschiebungen der Makromeren, sondern auch durch solche der darüberliegenden Mikromeren zum Ausdruck kommen. Insbesondere *d* 1, *c* 1, *d* 11 und *c* 11 erweisen sich oft in der Richtung der Längsachse stark zusammengepresst und in ihren Umrissen verzerrt. In Hinsicht auf seine Lagerung bietet *X* anfänglich (das heißt so lange, wie es nicht durch andere Zellen eingeengt wird) große Verschiedenheiten dar; es kann nämlich hoch dorsal liegen und dann ventral ganz von den Makromeren verdeckt erscheinen (Fig. 10 und 9) oder tief ventral, so dass umgekehrt dorsal sehr wenig von ihm zu Gesicht kommt (Fig. 8 und 7), oder endlich es kann ziemlich gleichmäßig den hinteren Eipol umfassen (Fig. 12). In allen Fällen aber wird ein Theil des Somatoblasten sowohl von den darunter gelegenen hinteren Makromeren, als auch von den darüber gelegenen hinteren Mikromeren bedeckt. In Bezug auf die Medianebene macht sich eine ausgesprochene Verschiebung nach links geltend, wie das auch bei *Nereis* der Fall ist. Und auch darin stimmt unsere Form mit letzterer überein, dass sich der 1. Somatoblast auffallend durch sein Plasma

optisch von den übrigen Zellen unterscheidet; er ist nämlich viel heller und durchscheinender.

In Hinsicht auf die Antheilnahme dieses Somatoblasten am Körperaufbau weichen Wilson und v. Wistinghausen in so fern von einander ab, als nach Ersterem ausschließlich der 1. Somatoblast die Bauchplatten[1], das heißt die Anlage für Bauchstrang, Parapodien und Theile der Nephridien, oder wie man auch sagen kann, den ectodermalen Theil des Keimstreifs liefert, wogegen nach v. Wistinghausen auch Derivate des 2. Somatoblasten (*M*), die sogenannten unteren Urzellen des Rumpfes, sich an dieser Anlage betheiligen. Im Laufe meiner Darstellung (vergl. pag. 13, 15, 26, 27, 39 und 48) wird sich zeigen, dass in diesem Punkte die an *Capitella* gewonnenen Ergebnisse sich wenigstens theilweise besser mit der Auffassung v. Wistinghausen's, als mit der von Wilson in Einklang bringen lassen.

Im Gegensatze zu dem geschilderten typischen 16-Zellenstadium ist mir unter der großen Zahl von den zur Beobachtung gelangten Eiern auch einmal ein solches vorgekommen, wo das 1. Mikromeren-Quartett noch nicht getheilt, anstatt dessen aber bereits das 3. Mikromeren-Quartett (*a*3—*d*3) zur Ausbildung gelangt war, ein Fall, den ich hier desshalb erwähne, weil er wenigstens einigermaßen auf einen der von Wilson abweichenden Punkte in der Darstellung v. Wistinghausen's Licht zu werfen vermag. Letzterer, der sich, wie wir oben pag. 7 sahen, über die frühen Theilungen sowie über das weitere Schicksal des 1. Mikromeren-Quartetts in einem schwer verständlichen Irrthum befand, stellte nämlich dieses bei *Capitella* ausnahmsweise beobachtete, direct auf einander folgende Auftreten der 3 Mikromeren-Quartette als für *Nereis Dumerilii* typisch dar. Obwohl nun die Thatsache, dass bei zahlreichen Anneliden, sowie bei vielen Mollusken und Polycladen das 16-Zellenstadium ganz übereinstimmend nach dem Schema, resp. nach Wilson's Beschreibung verläuft, dafür spricht, dass v. Wistinghausen nach einem ähnlich aberranten oder seltenen Fall, wie der eben von *Capitella* erwähnte, geschildert hat, so möchte ich doch noch zu seinen Gunsten darauf hinweisen, dass auch über Ein Mollusk (*Umbrella*) eine ähnliche Angabe von Heymons (93 pag. 251 und 252) vorliegt. »Der bei

[1] Ich sage anstatt »ventral plate« (Wilson) Bauchplatten, weil wir es mit einer ventral doppelten, bilateral-symmetrischen Anlage zu thun haben, welche erst allmählich in der Medianlinie zur Verschmelzung gelangt und zu jeder Zeit den paarigen Ursprung erkennen lässt.

Umbrella gewöhnliche Fall,« — sagt dieser Autor — »dass sich von den Makromeren hinter einander 12 Mikromeren abschnüren, die sich dann erst zu theilen beginnen, ist meines Wissens bisher noch nicht beobachtet worden« etc. Aber wenn auch Ähnliches für *N. Dumerilii* zutreffen sollte, so könnte das doch, wie ich schon oben einschränkend sagte, die abweichenden Angaben v. Wistinghausen's nur einigermaßen aufklären, indem ja nach diesem Autor von dem 3. Mikromeren-Quartett nur $a3$, $b3$ und $c3$ gebildet werden und an Stelle von $d3$ der 2. Somatoblast ($D4 = M$) auftreten soll. Das ist nun entschieden unrichtig; denn darüber herrscht bei allen Autoren Übereinstimmung, dass sowohl bei Anneliden, als auch bei Mollusken $d3$ gleichzeitig oder doch annähernd gleichzeitig mit $a3$—$c3$, und dass der 2. Somatoblast erst später zur Ausbildung gelangt. Die einfachste Erklärung des Irrthums wäre die Annahme, dass v. Wistinghausen $d3$ für den 2. Somatoblasten gehalten habe, welcher Annahme aber wiederum entgegensteht, dass er die betreffende Zelle ähnlich groß wie den 1. Somatoblasten, das heißt mindestens doppelt so groß wie die Mikromeren abgebildet hat. Und so muss dieser dunkele Punkt in v. Wistinghausen's Darstellung vorläufig unaufgeklärt bleiben.

16—26-Zellenstadium. Hoher Grad vorzeitiger Sonderung. Ihre Begründung. Theilung von X in x und $x1$. Bildung des 3. Mikromeren-Quartetts. Bedeutung von $c3$ und $d3$ als Mutterzellen des Cölomesoblasts. 2. Theilung des 1. Mikromeren-Quartetts zur Bildung der intermediären Gürtelzellen. 2. Theilung von X in x und $x2$ (Fig. 13—22).

Bisher konnte *Nereis* in ihrer Furchung als das prägnanteste Beispiel dessen gelten, was man als vorzeitige Sonderung (precocious segregation) nach Lankester oder als Mosaik-Charakter der Furchung mit Roux bezeichnete. Nun wird aber jene Gattung durch *Capitella* in dieser Hinsicht tief in Schatten gestellt. Denn bei *Nereis* kommt es ja trotz einzelner Abweichungen noch zu einer nahezu typischen 5. Furchung, resp. zu einem 32-Zellenstadium, wogegen bei *Capitella* in Folge des Vorauseilens gewisser Theilungen einer- und des Zurückbleibens solcher andererseits dieses Stadium vollständig verwischt wird. Im 32-Zellenstadium haben sich dem Schema gemäß (vergl. pag. 88) zu theilen: 1) die Makromeren zur Bildung des 3. Mikromeren-Quartetts $a3$—$d3$; 2) die Mikromeren 1. Generation zur Bildung

von $a\,12$—$d\,12$; 3) die Mikromeren 2. Generation zur Bildung von $a\,22$—$d\,22$ und 4) endlich die Trochoblasten zur Bildung von $a\,112$—$d\,112$. Von diesen Theilungen erfolgen nun die 1. und 2. in typischer Weise, die 3. und 4. dagegen, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, erst viel später (vergl. pag. 24 und pag. 28), und umgekehrt entstehen Zellen, die erst viel später aufzutreten hätten, in demselben Maße verfrüht. Im Hinblick auf diese auffälligen zeitlichen Verschiebungen ist es von Interesse zu beachten, dass das Product der Trochoblasten, der Prototroch, das bei *Nereis* so früh, nämlich 10—11 Stunden nach der Befruchtung, functionirende Larvenorgan, bei *Capitella* erst am 4. Tage, wo die Larven schon relativ weit entwickelt sind, auftritt, dass ferner die Producte von $a\,22$—$c\,22$, die Oesophagoblasten, ebenfalls erst spät (am 3. Tage) sich zur Oesophagusanlage umzubilden beginnen, und dass umgekehrt die beiden hauptsächlich so verfrühte Theilungen eingehenden Somatoblasten die zellenreichen Anlagen für die Bauchplatten sowie für das Larven-Mesoderm zu liefern haben (vergl. auch unten pag. 16).

Im vorliegenden Stadium, welches zu seiner Ausbildung etwa vier Stunden bedarf, erfolgen die betreffenden Theilungen nicht immer in derselben Reihenfolge. In der Regel jedoch theilt sich zunächst der 1. Somatoblast (X). Obwohl dessen Spindel bald eine annähernd verticale (Fig. 13 und 16), bald eine mehr horizontale Lage (Fig. 14) aufweist, kommt das Theilungsproduct, $x\,1$, endgültig stets, wie bei *Nereis*, zur rechten Seite von x, und zwar bald oberhalb (Fig. 17 und 20), bald unterhalb (Fig. 18 und 19) desselben zu liegen. Während nun aber bei *Nereis* $x\,1$ in seiner Größe weit hinter x zurücksteht, sind Mutter- und Tochterzelle bei *Capitella* zunächst annähernd gleich groß. x wird noch immer, abgesehen von seinem hinteren Pole, sowohl dorsal von den Mikromeren, als auch ventral von den Makromeren eingeschlossen (vergl. Fig. 13—16), und auch nach der Theilung bleibt dieses Verhältnis für Mutter- und Tochterzelle bestehen (vergl. Fig. 17—20).

Hierauf entsteht dexiotrop gleich dem 1. das 3. Mikromeren-Quartett $a\,3$—$d\,3$ (Fig. 19—22); in der Regel wird zuerst das hintere Zellenpaar $c\,3$ und $d\,3$ gebildet. Das Schicksal dieser beiden Zellen begründet, wie sich aus dem Folgenden genauer ergeben wird, die belangreichste Abweichung der Entwicklung von *Capitella* von der anderer in ihrer Furchung genau erforschten Anneliden, insbesondere von *Nereis*. Denn im Gegensatze zu letzterer, wo die mesodermalen Polzellen (Teloblasten des Cölomesoblasts, vergl. pag. 23)

durch Theilung einer aus D stammenden Zelle ($D4 = M$) hervorgehen, repräsentiren bei *Capitella* die von Anfang an symmetrisch bilateral gelegenen Theilproducte von $c3$ und $d3$, nämlich $c31$ und $d31$, diese Polzellen, wogegen $D4$ theils Zellen der Bauchplatten, theils larvalen Mesoblast bildet.

Kurz hierauf wird die 2. Theilung des 1. Mikromeren-Quartetts leiotrop zur Bildung von $a12$—$d12$ eingeleitet, und zwar theilt sich in der Regel auch hier zuerst das hintere Zellenpaar (Fig. 19). Es sind dies die von Wilson als intermediäre Gürtelzellen bezeichneten Zellen, von denen er als Möglichkeit hinstellte, dass sie den kleineren über dem Prototrochring liegenden Zellengürtel mit bilden helfen (92 pag. 399).

Gleichzeitig bereitet sich x, welches inzwischen bedeutend an Volum zugenommen hat, zur zweiten Theilung vor (Fig. 19—21). Die betreffende Spindel fand ich stets annähernd horizontal gestellt, und wie bei *Nereis*, so erfolgt auch hier die Abschnürung von $x2$ nach links; eine Verschiedenheit herrscht nur in so fern, als bei *Nereis* diese Theilung erst später, nämlich im 38-Zellenstadium, gleichzeitig mit der Bildung des 2. Somatoblasten erfolgt.

Mit dieser 2. Theilung von x ist das 26-Zellenstadium complet geworden (Fig. 22); dasselbe als ein Ruhestadium zu betrachten legte der Umstand nahe, dass so häufig Eier von dieser Zellenzahl sich darboten. Sehen wir ab von den beiden Theilungsproducten von x, so haben wir das typische 16-Zellenstadium + den ersten zwei typischen zum 32-Zellenstadium hinüber führenden Theilungen ($a3$—$d3$, $a12$—$d12$) = 24 Zellen. Und diese sind derart angeordnet, dass um das central über den 4 Makromeren gelegene 1. Mikromeren-Quartett zwei concentrisch gelegene Zellengürtel von je 8 Zellen vorhanden sind, von denen der innere aus den alternirend auf einander folgenden $a12$—$d12$ und $a11$—$d11$ und der äußere von den ähnlich sich folgenden $a2$—$d2$ und $a3$—$d3$ gebildet wird. In diesem Stadium finden sich die Polkörper häufig schon excentrisch gelegen, unter allen Umständen aber mehr oder weniger in die Tiefe des Eies hinabgesunken (Fig. 19 und 21 P).

26—29-Zellenstadium. 3. und 4. Theilung der X-Generation. Bildung des 2. Somatoblasten, $D4 = M$. Divergenz der Autoren über die prospective Bedeutung dieser Zelle (Fig. 23—27).

Die dieses Stadium hervorrufenden Theilungen spielen sich im Verlaufe von etwa $^1/_2$ Stunde ab. Zunächst erfolgt die 3. Theilung

der *X*-Generation, und zwar nicht wie bei *Nereis* die von *x* in *x* 3, sondern ganz dem Schema gemäß (vergl. pag. 18) die von *x* 1 in *x* 11 und *x* 12; die betreffende Spindelachse steht rechtwinklig auf der von *x* und *x* 1. Kurz danach theilt sich aber auch *x*, und zwar ganz wie bei *Nereis* derart, dass median-dorsal eine Zelle, *x* 3, hervorsprosst, welche alle anderen *X*-Derivate an Größe übertrifft (Fig. 23 bis 26). Bei *Nereis* drängt diese umgekehrt sehr kleine Zelle, nach Wilson's Befund, regelmäßig die darüber gelegene Gürtelzelle *d* 12 vor sich her und bedingt dadurch späterhin die median-dorsale Unterbrechung des Prototrochs. Bei *Capitella* kann eine solche Unterbrechung durch *x* 3 ebenfalls hervorgerufen werden (Fig. 24), aber auch unterbleiben (Fig. 23 und 26).

Gleichzeitig werden alle Kerne der Makromeren zu ihrer 4. Theilung in *A* 4—*D* 4 activ, und allen voran eilt hierbei *D*, welches bereits die betreffende Spindel ausgebildet hat (Fig. 23—25). Diese Theilung wird durch ein zungenförmiges Hervorfließen hellen Plasmas eingeleitet (Fig. 25 und 26), dem sich allmählich auch Dottermassen zugesellen, und schließlich kommt eine große, wie bei *Nereis* asymmetrisch (links von der Medianlinie) und unter resp. vor den *X*-Derivaten gelegene Zelle, der 2. Somatoblast = *D* 4 oder *M*, zu Stande (Fig. 27). Wie schon im Vorhergehenden erwähnt wurde, besteht über das Schicksal speciell dieser Zelle zwischen meinen Resultaten an *Capitella* und denen meiner Vorgänger an *Nereis* ein tiefer Gegensatz. Nach Wilson liefert *D* 4 oder *M* ausschließlich Material für das Mesoderm, nach v. Wistinghausen liefert *M* nicht nur das Mesoderm, sondern auch einen Theil der Bauchplatten, und nach meiner Auffassung liefert *M* nur das Larven-Mesoderm, sowie (cf. Wistinghausen) auch einen Theil der Bauchplatten, wogegen (contra Wilson und v. Wistinghausen) die Polzellen der Mesodermstreifen aus den hinteren Mikromeren des 3. Quartetts, nämlich aus *c* 3 und *d* 3, hervorgehen (vergl. pag. 11, 13, 26, 27, 39 und 48).

Bei *Nereis* treten die zuletzt hier besprochenen Theilungen von *x* und *D* in *x* 3 und *D* 4 (*M*) erst im 40-Zellenstadium auf, wo bereits die Rosette gebildet, die Trochoblasten und Stomatoblasten Wilson's getheilt, die spirale Furchung beendet und die Sonderung der Keimblätter als vollzogen gelten kann, so dass also die vorzeitige Sonderung der Somatoblasten bei *Capitella* jener Form gegenüber bedeutend vorauseilt.

Nachdem dieses Stadium erreicht ist, verharrt das Ei etwa 2 Stunden hindurch in anscheinend unverändertem Zustande, und

damit hängt es natürlich zusammen, dass Eier von dieser Zellenzahl so häufig vorkommen.

33-Zellenstadium. 4. Theilung der Makromeren und 1. Theilung von M in $m1$ und $m2$. Vorauseilen der Somatoblasten und Verzögerung der Trochoblasten und Oesophagoblasten (Fig. 28 u. 28a).

Während bei *Nereis* nach Abschnürung der 3 Mikromeren-Quartette keine weiteren Theilungen der Makromeren (bis nach vollendeter Gastrulation) mehr zu Stande kommen, finden bei *Capitella*, ähnlich wie bei verschiedenen anderen Anneliden und Mollusken (siehe 2. Theil. II. Das Entoderm. 1. Der Hauptdarm, Vergleich mit anderen Anneliden) noch 2 solche Theilungen statt, deren Producte (mit Ausnahme von $D4 = M$) alle zur Entoderm-Anlage gehören. In diesem Stadium, das ungefähr 22 Stunden nach der Bildung des 1. Polkörpers erreicht wird, haben wir es speciell mit der vierten Theilung der Makromeren A—C zu thun, welche leiotrop zur Bildung von $A4$—$C4$ erfolgt ist.

Gleichzeitig theilt sich auch das schon früher gebildete $D4 = M$ in 2 gleich große Zellen, so dass nun deren 33 im Ganzen vorhanden sind, also ein Stadium, welches in der Zahl dem 32-Zellenstadium von *Nereis* und des Schemas vergleichbar ist. Wie verschieden aber nun diese beiderseitigen Stadien sich in der Qualität ihrer Zellen verhalten, das soll die nachfolgende Gegenüberstellung erweisen.

32-Zellenstadium des Schemas und von *Nereis*:				33-Zellenstadium von *Capitella*:			
A	B	C	D	A	B	C	D
$a1$	$b1$	$c1$	$d1$	$a1$	$b1$	$c1$	$d1$
$a21$	$b21$	$c21$	$d21\ (x)$	$a2$	$b2$	$c2$	$d21\ (x)$
$a111$	$b111$	$c111$	$d111$	$a11$	$b11$	$c11$	$d11$
$a3$	$b3$	$c3$	$d3$	$a3$	$b3$	$c3$	$d3$
$a12$	$b12$	$c12$	$d12$	$a12$	$b12$	$c12$	$d12$
$a22$	$b22$	$c22$	$d22\ (x1)$	$+x2$	$x11$	$x12$	$x3$
$a112$	$b112$	$c112$	$d112$	$A4$	$B4$	$C4$	$m1\ m2$

Wir haben also gegenüber *Nereis* und dem Schema ein gewaltiges Vorauseilen der Somatoblasten einer- und eine bedeutende Verzögerung in der Vermehrung der Trochoblasten und Oesophagoblasten andererseits. Dieses Vorauseilen der Somatoblasten erhellt am besten aus der nachfolgenden Aufstellung:

Es entstehen:	$x1$	$x2$	$x12$	$x3$	$m1$	$m2$	
nach dem Schema im:	28-	44-	60-	76-	36-	100-Zellenstadium	
bei *Nereis* im:	22-	38-	?-	42-	38-	42-	-
bei *Capitella* im:	16-	24-	25-	26-	26-	32-	-

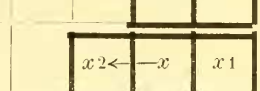
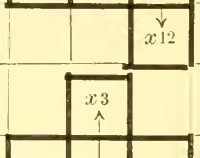
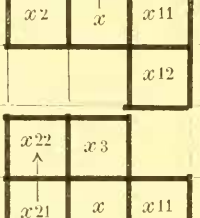
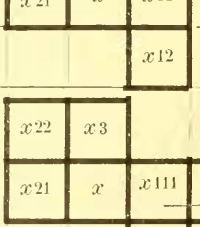
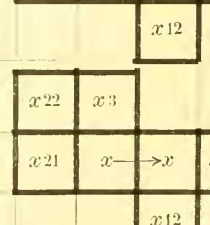
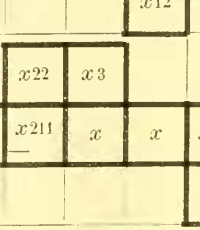
Es wurde bereits oben pag. 13 von den auffallenden zeitlichen Verschiebungen in der Eifurchung von *Capitella* erwähnt, dass die verspäteten Theilungen der Trochoblasten und Oesophagoblasten (wodurch ja hauptsächlich das Fehlen eines 32-Zellenstadiums bedingt wird) mit der späten Ausbildung des Prototrochs und Oesophagus zusammenhängen könnten. Ebenfalls zu dieser Verschiebung möglicher Weise beitragen könnte nun aber auch der Umstand, dass, wie wir gesehen haben, die 4 Makromeren bei *Capitella* noch weitere Theilungen zur Bildung der Entodermplatte einzugehen haben, wogegen sie sich bei *Nereis* (bis zur Gastrulation) nicht weiter theilen.

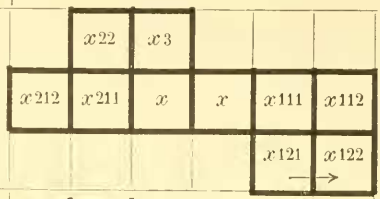
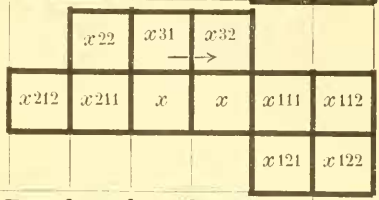
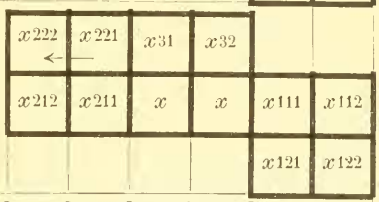
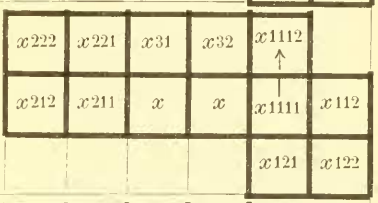
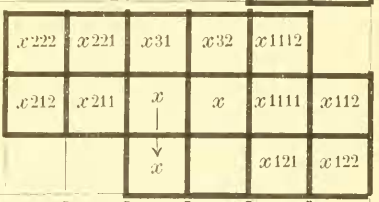
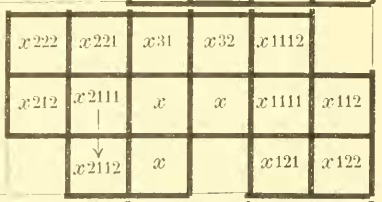
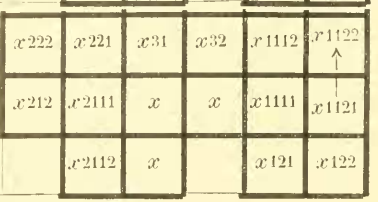
Über den Theilungsmodus der beiden Somatoblasten *X* und *M*.

Bevor ich in der Schilderung der Ei-Theilungen fortfahre, möchte ich speciell der Theilungen zweier Zellen, nämlich der der beiden Somatoblasten gedenken, weil diese weder im Tempo noch im Modus ihrer Theilungen sich dem für die Eifurchung im Übrigen geltenden Schema unterordnen, dagegen ganz so wie selbständige Centren oder wie Eier im Eie verhalten, welche unbekümmert um die übrigen Anlagen ihrem speciellen Ziele zustreben. Dies ergiebt sich auch schon aus der einfachen Erwägung, dass Eier, die sich (theoretisch) noch im 32-Zellenstadium befinden, bereits Theilungen des Somatoblasts aufweisen, die (theoretisch) in das 128-Zellenstadium gehören. Und wollte man auch nur für wenige der weiteren Theilungen des Somatoblasts die entsprechenden Gesammtfurchungsstadien ausrechnen, so würde man rasch zu so colossalen Ziffern kommen, wie niemals in dem sich furchenden Eie vorhanden sein können. Hierzu kommt noch, dass die Theilungen von *X* nach einem ganz anderen Modus als die von *M* erfolgen, gleichsam nach zwei verschiedenen Typen der Furchung, Unterschiede, die allerdings lediglich durch die Art der ersten Theilungen bedingt werden. Gerade um sich bei den weiteren Beschreibungen davon überzeugen zu können, habe ich, gestützt darauf, wie sich in Wirklichkeit diese ersten Theilungen abspielen, für *X* und *M* die nachfolgenden beiden sich auf 15 Theilungen erstreckenden Schemata entworfen, wobei also voraus-

Schema der Theilungsfolge des 1. Somatoblasten $d2 = X$.

1.—15. Theilung.

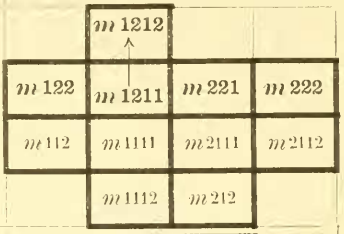
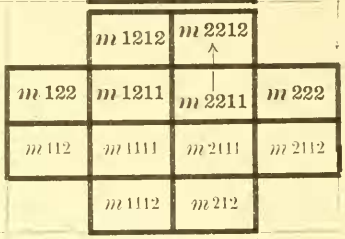
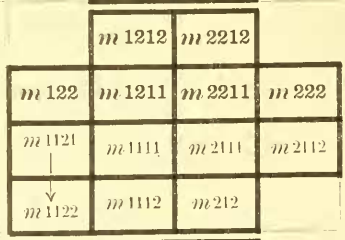
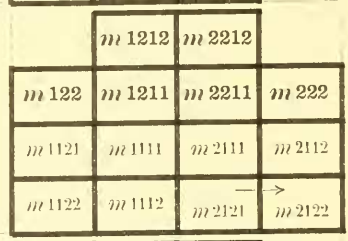
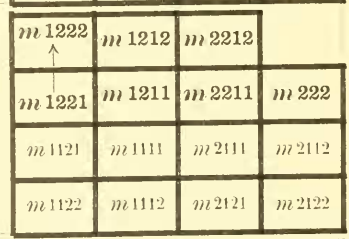
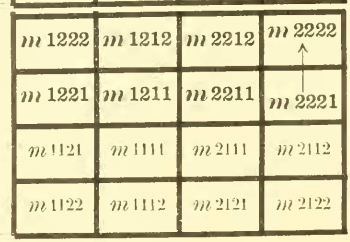
Reihenfolge der Theilungen	Sich theilende Zelle	Producte der Theilung	
1.	X	$x — x1$	
2.	x	$x — x2$	
3.	$x1$	$x11 — x12$	
4.	x	$x — x3$	
5.	$x2$	$x21 — x22$	
6.	$x11$	$x111 — x112$	
7.	x	$x — x$	
8.	$x21$	$x211 — x212$	

Reihenfolge der Theilungen	Sich theilende Zelle	Producte der Theilung	
9.	$x12$	$x121 — x122$	
10.	$x3$	$x31 — x32$	
11.	$x22$	$x221 — x222$	
12.	$x111$	$x1111 — x1112$	
13.	x	$x — x$	
14.	$x211$	$x2111 — x2112$	
15.	$x122$	$x1221 — x1222$	

Schema der Theilungsfolge des 2. Somatoblasten $D4 = M$.

1.—15. Theilung.

Reihenfolge der Theilungen	Sich theilende Zelle	Producte der Theilung	
1.	M	$m1$ — $m2$	$m1$ — $\rightarrow m2$
2.	$m1$	$m11$ — $m12$	$m12$ ↑ $m11$ | $m2$
3.	$m2$	$m21$ — $m22$	$m12$ | $m22$ ↑ $m11$ | $m21$
4.	$m11$	$m111$ — $m112$	$m12$ | $m22$ ← $m112$ — $m111$ | $m21$
5.	$m21$	$m211$ — $m212$	$m12$ | $m22$ $m112$ | $m111$ | $m211$ ↓ $m212$
6.	$m12$	$m121$ — $m122$	← $m122$ — $m121$ | $m22$ $m112$ | $m111$ | $m211$ $m212$
7.	$m22$	$m221$ — $m222$	$m122$ | $m121$ | $m221$ → $m222$ $m112$ | $m111$ | $m211$ $m212$
8.	$m111$	$m1111$ — $m1112$	$m122$ | $m121$ | $m221$ | $m222$ $m112$ | $m1111$ | $m211$ ↓ $m1112$ | $m212$
9.	$m211$	$m2111$ — $m2112$	$m122$ | $m121$ | $m221$ | $m222$ $m112$ | $m1111$ | $m2111$ → $m2112$ $m1112$ | $m212$

Reihenfolge der Theilungen	Sich theilende Zelle	Producte der Theilung	
10.	*m* 121	*m* 1211 — *m* 1212	
11.	*m* 221	*m* 2211 — *m* 2212	
12.	*m* 112	*m* 1121 — *m* 1122	
13.	*m* 212	*m* 2121 — *m* 2122	
14.	*m* 122	*m* 1221 — *m* 1222	
15.	*m* 222	*m* 2221 — *m* 2222	

gesetzt ist, dass sich die Zellen nach jenen determinirenden ersten Theilungen in genauer Reihenfolge weiter theilen. Man sieht, wie der Umstand, dass bei *X* die zweite Theilung parallel zur ersten, bei *M* hingegen rechtwinklig zur ersten stattfindet, für die Differenz der beiderseitigen Zellanordnungen hauptsächlich maßgebend wird, indem nach 15 Theilungen die Derivate von *X* ein breites, niederes, diejenigen von *M* dagegen ein schmales, hohes Zellenband von je 16 Zellen bilden müssten, wenn die Theilungen genau dem Schema gemäß sich abspielten. Wir werden sehen, dass (so weit die Theilungen überhaupt verfolgt werden konnten) diese theoretische Reihenfolge zwar nicht ganz genau eingehalten wird, dass aber immerhin sehr große Übereinstimmung herrscht. Über das Schema zu *M* sei noch bemerkt, dass die Derivate von *m* 12 und *m* 22, also diejenigen Zellen, welche speciell die Pädomesoblasten zu bilden berufen sind, im Gegensatze zu den Derivaten von *m* 11 und *m* 21, welche zur Bildung der Bauchplatten beitragen, mit fetten Zahlen bezeichnet wurden. (S. pag. 18—21.)

Cölomesoblast und Pädomesoblast.

Die Thatsache, dass bei *Capitella* zwei ihrer Genese und Bestimmung nach verschiedene Mesoblastanlagen existiren, versetzte mich, ganz abgesehen von morphologischen oder phylogenetischen Gesichtspunkten, in die Nothwendigkeit, für diese beiden heterogenen Anlagen passende Termini zu finden, welche zum besseren Verständnisse des Nachfolgenden an dieser Stelle zur Kenntnis gebracht werden sollen.

Wilson hat die kleinen, aus *M* nach dessen erster Theilung (in *m* 1—*m* 2) sprossenden Zellen, also unsere *m* 12 und *m* 22, resp. ihre Producte als secundären Mesoblast bezeichnet. Diesem steht dann *M*—*M* (unsere *m* 1 und *m* 2) resp. deren Producte, aus denen bei *Nereis* die beiden Mesoblaststreifen entstehen, als primärer Mesoblast gegenüber. Wollte ich diese Wilson'schen Bezeichnungen, die überdies von Hatschek (85 pag. 14) und von E. Meyer (90 pag. 298) schon in ganz anderem Sinne gebraucht wurden, auf *Capitella* anwenden, so müsste ich das, eben so wie E. Meyer, in geradezu entgegengesetzter Weise thun, indem eben bei unserer Form aus den Zellen, die Wilson als secundär bezeichnet, etwas Primäres, nämlich Larvenorgane, hervorgehen. Da nun überdies bei *Capitella* die Mesoblaststreifen aus einer ganz anderen Zellenkategorie entstehen, so hielt ich es, um einer Verwirrung vorzubeugen, für besser, von

den Wilson'schen Bezeichnungen ganz Abstand zu nehmen. Ich nenne daher diejenigen Mesoblastanlagen, aus welchen die Somite, resp. das Cölom, die Stammmusculatur, die Nephridien und die parapodiale Musculatur etc., also die definitiven mesoblastischen Organe hervorgehen, Cölomesoblasten und unterscheide einen rechten (*C.M.r*) und einen linken (*C.M.l*). Diejenige Zelle, aus der der rechte Cölomesoblast hervorsprosst, also *c* 31, nenne ich den rechten Cöloteloblasten (*C.T.r*), die entsprechende linke, also *d* 31, den linken Cöloteloblasten (*C.T.l*). Für die Zellen der Cölomesoblaststreifen ergiebt sich sodann ohne Weiteres der Name Cölomesoblastzellen.

Diejenigen Mesoblastanlagen hingegen, die (mit geringen und theils fraglichen Ausnahmen) ausschließlich larvales Gewebe zu bilden berufen sind, bezeichne ich als Pädomesoblasten (*P.M*). Von einem linken und rechten kann hier nicht (wie bei den Cölomesoblastanlagen) die Rede sein, weil sich die ins Eiinnere gelangten Derivate der Pädoteloblasten unter Umwandlung in Pädomesoblastzellen rasch im Dotter zerstreuen. Wohl aber können wir auch hier einen rechten Pädoteloblasten (*P.T.r*), nämlich *m* 22, und einen linken Pädoteloblasten (*P.T.l.*), nämlich *m* 12, unterscheiden. Zur besseren Übersicht seien diese Termini nochmals übersichtlich neben einander gestellt:

Cölomesoblast (*C.M*) (mesodermaler Keimstreif)	rechter Cölotelobłast (*C.T.r*) = *c* 31, linker Cölotelobłast (*C.T.l*) = *d* 31, rechter Cölomesoblast (*C.M.r*), linker Cölomesoblast (*C.M.l*), Cölomesoblastzellen (*C.M.Z*).
Pädomesoblast (*P.M*) (larvaler Mesoblast)	rechter Pädoteloblast (*P.T.r*) = *m* 22, linker Pädoteloblast (*P.T.l*) = *m* 12, Derivate von *P.T.r.* Derivate von *P.T.l.* Pädomesoblastzellen (*P.M.Z*).

49-Zellenstadium. Beginn der Theilung der Trochoblasten und intermediären Gürtelzellen. Bildung der Rosette durch 3. Theilung des 1. Mikromeren-Quartetts. Rosette und apicaler Wimperschopf. 5. Theilung der X-Generation. Theilung von *m* 1 und *m* 2 zur Bildung der Pädoteloblasten *m* 12 und *m* 22. Divergenz zwischen Nereis und Capitella im Verhalten dieser Zellen (Fig. 29—31).

Die Theilungen, welche gegenüber dem vorhergehenden Stadium von 33 ein Plus von 16 Zellen zur Folge haben, müssen sehr rasch

oder ziemlich gleichzeitig erfolgen, da ich unter meinen zahlreichen Präparaten vergebens nach Übergängen gesucht habe. Hier erst hat sich endlich die in das 32-Zellenstadium gehörige Theilung der Trochoblasten $a11$—$d11$ in $a111$, $a112$—$d111$, $d112$ vollzogen, ja $a111$, $a112$ und $b111$, $b112$ haben, offenbar gleich darauf, die weitere in das 64-Zellenstadium lt. Schema gehörige) Theilung in $a1111$, $a1112$, $a1121$, $a1122$ und $b1111$, $b1112$, $b1121$, $b1122$ erfahren (Fig. 29). Eben so wie bei *Nereis* werden in Folge dieser Theilungen die 4 intermediären Zellen $a12$—$d12$ nach innen, dem Eipole zu, gedrängt und so aus dem Prototrochring ausgeschaltet. Während nun aber bei *Nereis* von den 4 Prototrochzellen-Paaren $a11$—$d11$ bei ihrer folgenden Theilung in 8 Paare 4 Zellen, nämlich $a112$—$d112$, sich nicht wie die übrigen meridional, sondern rechtwinklig darauf theilen, so dass 4 Zellen, nämlich $a1122$—$d1122$, dem Eipole zu ausgeschaltet werden (vergl. Wilson 92 pag. 396), findet sich bei *Capitella* ein derartiger Gegensatz der Theilungsrichtung nur ausnahmsweise, und es baut sich denn auch aus diesem Grunde der Prototrochring in der Regel aus allen 16 (resp. 15, da sich meistens $c112$ nicht theilt) Zellen und nicht bloß aus 12 wie bei *Nereis* auf. Auch bei *Amphitrite* und *Clymenella* scheinen sich nach Mead (94 pag. 467) alle 16 Zellen am Aufbau des Prototrochringes zu betheiligen.

Von den intermediären Gürtelzellen haben sich (ebenfalls nach dem schematischen 64-Zellenstadium) die der linken Seite $a12$ und $d12$ in $a121$, $a122$ und $d121$, $d122$, und zwar dexiotrop, getheilt.

Was aber für dieses Stadium in erster Linie, wenigstens am animalen Pole, charakteristisch erscheint, das ist die Art, wie sich die (ebenfalls in das schematische 64-Zellenstadium gehörige) 3. Theilung des 1. Mikromeren-Quartetts $a1$—$d1$ in $a13$—$d13$ vollzieht. Es werden nämlich in diesem Falle nicht wie bei der 1. und 2. Theilung annähernd gleich große Theilungsproducte centrifugal abgeschnürt, sondern viel kleinere solche sprossen dexiotrop umgekehrt centripetal und nehmen nun an Stelle der 4 Mutterzellen den Eipol ein. Es entsteht hierdurch die so auffällige, von Wilson als Rosette bezeichnete Figur, deren Zellen alle oder doch theilweise in der Bildung des apicalen Organs oder apicalen Wimperschopfes aufgehen. Die Thatsache, dass bei *Capitella* die Rosette angelegt wird, trotzdem es gar nicht zur Entwicklung eines Wimperschopfes kommt, noch mehr aber das Factum, dass ähnliche Rosetten auch bei den Polycladen *Eurylepta* und *Discocoelis* sowie bei Mollusken vorkommen, spricht dafür, dass wir es mit der Anlage eines alten

Larvenorgans zu thun haben, wie denn auch bei *Capitella* im Laufe der Entwicklung diese Rosettenzellen, ohne sich weiter zu theilen oder umzubilden, allmählich degeneriren.

In hohem Grade auffällig ist, dass auch in diesem so vielfach Theilungen des 64-Zellenstadiums darbietenden Stadium die $a2$—$c2$ oder Oesophagoblasten, welche bereits im 32-Zellenstadium sich hätten theilen sollen, abgesehen von $b2$, welches eine Spindel ausgebildet hat, noch unverändert erscheinen. Um so auffälliger, wenn man erwägt, dass das demselben Quartett entstammende $d2$ oder X sich bereits (unter bedeutender Volumzunahme) zur 5. Theilung anschickt. Während aber die bisherigen 4 Theilungen von x genau dem Schema gemäß verlaufen sind, tritt in diesem Falle in so fern eine Störung ein, als sich nicht $x2$, sondern x theilt, das dem Schema gemäß erst in der 7. Theilung an die Reihe kommen sollte. Diese 2 x-Zellen (Wilson's hintere Proteloblasten) scheinen nun aber eine specifische Organanlage, resp. Teloblasten zu repräsentiren, und es könnte damit ihr Vorauseilen zusammenhängen.

In diesem Stadium hätte die Theilung der Zellen des 3. Mikromeren-Quartetts zu erfolgen; aber nur Eine dieser Zellen, $d3$, Fig. 31, zeigt zu solcher Theilung die Spindel ausgebildet, worüber das nächste Capitel das Weitere enthält.

Wie am oberen Pole die Theilung der 1. Mikromerengeneration (zur Bildung der Rosette), so repräsentirt am unteren, resp. hinteren Eipole die Theilung von $m1$ und $m2$, also der Producte des 2. Somatoblasten, das bedeutendste Ereignis dieses Stadiums; denn die Derivate dieser Theilung, $m12$ und $m22$, liefern die Mutterzellen (Pädoteloblasten) des Larvenmesoblasts oder Pädomesoblasts. Wie ihre Bestimmung, so ist auch die Art, wie diese Zellen entstehen, sowie ihre Form und Lagerung sehr eigenthümlich. Meistens sprossen sie nämlich in Form kleiner, dreieckiger, halbrunder oder viereckiger, dünner, heller Plättchen am vorderen Rand der Mutterzellen nahezu rechtwinklig auf die erste Theilungsachse, und zwar derart, dass sie hinter einander ($m12$ vor $m22$) in den Bereich der ventralen Medianlinie zu liegen kommen. Dabei können sie größtentheils von den Mutterzellen und den angrenzenden Makromeren C und D bedeckt werden, Fig. 30, oder umgekehrt ihrerseits theilweise diese Zellen bedecken, Fig. 31. Ganz ähnlich hat auch Wilson (92 pag. 411) bei *Nereis* die Genese der von ihm als secundäre Mesoblasten bezeichneten Mutterzellen unseres Pädomesoblasts beschrieben; nur werden sie diesem Autor zufolge, schon nachdem sie wenige Thei-

lungen erlitten haben, zusammen mit den von ihm als primäre Mesoblasten bezeichneten *m* 11 und *m* 21 von den Producten der *X*-Generation eingeschlossen, um sich sodann erst weiter zu vermehren. Bei *Capitella* kann, wie dies schon mehrfach hervorgehoben wurde, von einem so frühen Einschlusse dieser Zellen keine Rede sein, indem sowohl *m* 11 und *m* 21, als auch *m* 12 und *m* 22, wie sich aus dem Nachfolgenden ergeben wird, noch eine ganze Reihe von Theilungen eingehen, bis schließlich die Derivate von *m* 11 und *m* 21 die Bauchplatten mit bilden helfen (also nichts mit dem Cölomesoblast zu thun haben) und die kleinen davor gelegenen Derivate von *m* 12 und *m* 22 zur Bildung des Pädomesoblasts (gleichzeitig mit den hier die Cöloteloblasten repräsentirenden *c* 31 und *d* 31) in die Tiefe sinken, resp. überwachsen werden.

56-Zellenstadium. Vollendung des Prototrochringes. Bilaterale Theilung von *c* 1 und *d* 1. Theilung von *c* 3 und *d* 3 zur Bildung der Cöloteloblasten. 4. Theilung der *M*-Generation (Fig. 32—34).

Die Prototrochzellen haben endlich alle mit Ausnahme von *c* 112 ihre 2. Theilung erfahren, so dass nun 15 Zellen vorhanden sind, welche abgesehen von der hinten durch die *X* (besonders durch *x* 3) verursachten Unterbrechung einen den Äquator des Eies umspannenden Ring darstellen (Fig. 33). Es wurde schon erwähnt, dass die rechtwinklig auf den Ring erfolgenden Theilungen von *a* 112—*d* 112, welche bei *Nereis* zur Ausschaltung von 4 Zellen führen, bei *Capitella* nur ausnahmsweise und auch dann nicht immer scharf in solcher Richtung vorkommen; so bieten *d* 1121 und *d* 1122 (Fig. 32) ein Beispiel solcher Theilung dar. Für die auffällige Thatsache, dass bei *c* 112 in der Regel die Theilung unterbleibt (ich habe nur selten Präparate, wo diese Zelle die Spindel, und zwar rechtwinklig auf den Ring, ausgebildet hatte, unter den Augen gehabt), vermag ich auch nicht einmal vermuthungsweise eine Ursache anzugeben.

Die vierte in das schematische 128-Zellenstadium gehörige Theilung des 1. Mikromeren-Quartetts wird von dem hinteren Paare, nämlich von *c* 1 und *d* 1, eingeleitet. Wie bei *Nereis*, so sind dies auch bei unserer Form die ersten bilateral-symmetrischen Theilungen, indem die betreffenden Spindeln symmetrisch zur Medianebene gerichtet stehen (Fig. 32). Während aber bei *Nereis* hiermit überhaupt die Periode spiraler Theilungen ihren Abschluss erreicht hat, ist das hier nicht der Fall, indem sich die Makromeren *A*—*D* noch einmal dexiotrop zur Bildung von *A* 5—*D* 5 zu theilen haben.

Von den Mikromeren der 3. Generation (von denen *d* 3 bereits im vorigen Stadium die Spindel erkennen ließ, Fig. 31) hat sich das hintere Paar in annähernd äquatorialer Richtung getheilt (Fig. 34). Diese Theilung ist in so fern von höchstem Interesse, als je eine der beiderseitigen Tochterzellen, nämlich *c* 31 und *d* 31, die weiterhin zum Einschluss gelangenden Polzellen (Cölotcloblasten) des mesodermalen Keimstreifes (Cölomesoblasts) darstellen. Schon vor ihrer Theilung zeichnen sich *c* 3 und *d* 3 durch ihr optisch auffälliges Verhalten aus; ihr Plasma ist nämlich heller und homogener als das der übrigen Zellen, und während bei den (weiterhin wahrscheinlich nur an der Ectodermbildung betheiligten) Schwesterzellen bald wieder das normale Ansehen eintritt, steigert sich dieser optische Contrast bei den Cölotcloblasten noch in dem Maße, wie sie an Größe zunehmen und in die Tiefe sinken. Es wurde schon wiederholt hervorgehoben (pag. 11, 13, 15, 26, 39 und 48), wie ich mich in Bezug auf diesen Nachweis einer ursprünglich bilateralen Entstehung der Cölotcloblasten aus Derivaten des 3. Mikromeren-Quartetts in einem schwer verständlichen Gegensatze zu meinen Vorgängern befinde, indem ja diesen zufolge die betreffenden Zellen von dem 2. Somatoblasten (*M*) abstammen.

Die schon im vorigen Stadium eingeleitete Theilung von *x* in *x* und *x* (die hinteren Proteloblasten Wilson's, 92 pag. 407) hat sich vollzogen (Fig. 32 und 33).

In der *M*-Generation endlich hat (Fig. 34), ganz dem Schema gemäß, die 4. Theilung, und zwar die von *m* 11 in *m* 111 und *m* 112, rechtwinklig auf die vorhergehende, stattgefunden. Fig. 32 zeigt diese Theilung noch nicht, dagegen die 5., also die von *m* 21, in Vorbereitung.

Mit diesem Stadium, welches bei *Nereis*, wenigstens was die Theilung von *c* 1 und *d* 1 betrifft, 6 Stunden nach der Befruchtung erreicht wird, schließt bei *Capitella* der 1. Tag der Entwicklung ab, und da von der Befruchtung bis zum 29-Zellenstadium ungefähr 20 Stunden verflossen waren, worauf eine Pause von 2 Stunden folgte, so können die von jenem Stadium bis zu dem vorliegenden erfolgten Theilungen nicht über 2 Stunden in Anspruch genommen haben.

Zweiter Tag (Tafel 3).

66-Zellenstadium. 4. Theilung der Mikromeren 1. Generation $a1$—$d1$ in $a14$—$d14$. Bildung des Kreuzes, Theilung der Oesophagoblasten $a2$—$c2$. 6. Theilung der X-Generation (Fig. 35).

Die schon im vorigen Stadium eingeleitete 4. Theilung der Mikromeren 1. Generation, welche zum ersten Mal in bilateralsymmetrischer Weise erfolgt, ist hier sowohl hinten für $c1$ und $d1$, als auch vorn für $a1$ und $b1$ durchgeführt, und zwar so, dass eben so wie bei der 3. (und auch der nachfolgenden) Theilung die Theilproducte nicht centrifugal, sondern centripetal (dem Eipole zu) zu liegen kommen. Die betreffenden Mikromeren befinden sich mit anderen Worten stets am Endpole, ähnlich zellsprossenden Teloblasten, und eben in Folge dieses so gerichteten Vermehrungsprocesses sind sie, die früher an einander stießen, nun paarweise aus einander gerückt und bilden eben so wie bei *Nereis* (wenn auch nicht so ausgeprägt) im Zusammenhange mit der Rosette jene auffällige, von Wilson als Kreuz bezeichnete Figur (Fig. 35 $a1$—$a13$, $b1$—$b13$, $c1$—$c13$, $d1$—$d13$), deren Elemente das Hauptmaterial für die Bildung des Gehirns liefern.

Bei *Nereis* fällt mit der Bildung des Kreuzes die 2. Theilung der Trochoblasten und die Zurückziehung der intermediären Gürtelzellen, also die definitive Bildung des Prototroch-Zellenringes zusammen, Processe, die, wie wir gesehen haben, bei *Capitella* dem Erscheinen des Kreuzes vorausgehen.

Endlich haben sich in diesem Stadium auch die Mikromeren der 2. Generation, die Oesophagoblasten $a2$—$c2$, zum 1. Mal getheilt, welche Theilung in das schematische 32-Zellenstadium gehört, wogegen die gleichzeitige 4. Theilung der Mikromeren 1. Generation dem 128-Zellenstadium entspricht. Wir haben nun bei der Ansicht von oben im Pole die Rosette, davon ausgehend die 4 Arme des Kreuzes mit ihren Polzellen, in den Winkeln des Kreuzes die intermediären Gürtelzellen und am Äquator zwei parallel gerichtete Zellkränze, nämlich einen inneren, den Prototrochkranz, und einen äußeren, der von den Oesophagoblasten und den Mikromeren 3. Generation gebildet wird. Der hintere und theilweise auch der ventrale Eipol wird von den X- und *M*-Derivaten eingenommen.

Die X-Generation hat in diesem Stadium die 6. Theilung erfahren. Dem Schema nach müsste sich $x11$ theilen, anstatt dessen

trifft dies aber $x3$, welches dem Schema gemäß die 10. Theilung repräsentirt. Wir werden sehen, dass eben so wie x und x (Wilson's hintere Proteloblasten) auch $x3$ ein auffallendes Verhalten zeigt, und dass sein Vorauseilen demgemäß wahrscheinlich ebenfalls damit zusammenhängt, dass es die Rolle eines Teloblasten zu spielen berufen ist.

74-Zellenstadium. 5. Theilung der Mikromeren 1. Generation (Polzellen des Kreuzes) $a1$—$d1$ in $a15$—$d15$. Theilung von $a14$—$d14$. Vorauseilen der Theilung von $d12$. Theilung von $a3$ und $b3$. 7. Theilung der X-Generation. 6. Theilung der M-Generation. 5. und letzte Theilung der Makromeren zur Bildung von $A5$—$D5$. Die Entoblasten (Fig. 36—38).

Die Polzellen $a1$—$d1$ des Kreuzes fahren fort, sich in symmetrischer Weise zu theilen, und zwar auch in diesem Falle die hinteren $c1$, $d1$ vor den vorderen $a1$, $b1$ (Fig. 36 und 37). Von den Producten dieser Theilung sinken $c15$ und $d15$, Wilson's (92 pag. 402) »Nephroblasten«, bei *Nereis* in die Tiefe, wobei sie zugleich von den angrenzenden Zellen überwachsen werden. Bei *Capitella*, wo sich diese Zellen durch ihre Kleinheit auszeichnen, ist der Vorgang in so fern modificirt, als, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird (vergl. pag. 31), nicht $c15$ und $d15$ selbst, sondern Theilstücke derselben, nämlich $c151$ und $d152$, eingeschlossen werden.

Gleichzeitig mit dieser 5. Theilung der Polzellen des Kreuzes wird die Theilung von $a14$—$d14$ eingeleitet, wobei ebenfalls die hinteren Zellen $c14$, $d14$ den vorderen vorauseilen. Diese Theilung ist nun aber rechtwinklig auf diejenige gerichtet, welche bei der Bildung von $c14$—$d14$ etc. eingehalten worden war (Fig. 36), so dass die betreffenden Schwesterzellen nicht hinter einander, sondern neben einander, also parallel zu den Armen des Kreuzes (Fig. 37) zu liegen kommen. In Folge dieser parallelen, allmählich alle Zellen des Kreuzes erfassenden Theilungen wird, im Zusammenhange mit den Theilungen der intermediären Gürtelzellen $a12$—$d12$, die Figur des Kreuzes bald unkenntlich. Die intermediären Gürtelzellen sind in diesem Stadium mit Ausnahme von $d12$ in der Regel zweigetheilt; $d12$ dagegen pflegt auffallend vorauszueilen, so dass es z. B. in Fig. 36 schon 4 scharf rechtwinklig auf einander gerichtete Theilungen, also 5 Zellen aufweist, die einen Theil von den in die Tiefe ragenden $x31$ und $x32$ bedecken.

Charakteristisch für die öfters erwähnte Verzögerung der Oeso-

phagoblasten-Vermehrung ist, dass in dem einen der den Figuren dieses Stadiums zu Grunde liegenden Präparate (Fig. 36) $b2$ und $c2$ noch ungetheilt sind. Im anderen dagegen (Fig. 37) erscheinen nicht nur alle Oesophagoblasten, sondern auch die vorderen Mikromeren 3. Generation $a3$ und $b3$ zweigetheilt.

In der X-Generation hat sich $x2$ getheilt, so dass nun conform der 7. Theilung 8 Zellen vorhanden sind. Man beachte, wie diese 8 neben und über einander liegenden Zellen, abgesehen von den in der Theilung vorausgeeilten x und $x3$ und dem in der Theilung zurückgebliebenen $x1$, sich im Übrigen ganz dem Schema entsprechend verhalten. Übrigens finden sich sowohl in diesen (Fig. 36), als auch in anderen Präparaten häufig seitlich von den definirten x-Zellen noch Kerne mir unbekannt gebliebenen Ursprunges, die möglicherweise von den x abstammen, was die Übereinstimmung zwischen wirklicher Theilung und Schema noch größer erscheinen lassen könnte.

Um so genauer erfolgen dafür nach wie vor die Theilungen der M-Generation dem Schema gemäß. In unserem Stadium speciell ist durch die 6. Theilung $m12$ in $m121$ und $m122$ zerlegt worden, so dass jetzt 7 Zellen vorhanden sind, welche bei der Ansicht von oben (Fig. 36 und 37a) ganz dem Schema entsprechend der Reihe nach neben und über einander liegen, bei der Ansicht von unten (Fig. 38) natürlich in umgekehrter Reihenfolge.

Die 5. und letzte (dexiotrop erfolgende) Theilung der Makromeren $A-D$ wird in der Regel von D eingeleitet (wegen einer von mir constatirten Ausnahme vergl. pag. 34 und Fig. 41). Schon im 49-Zellenstadium (Fig. 31), so wie in dem 56- (Fig. 32) und 66-Zellenstadium (Fig. 35) wurde der Kern dieser Makromere in Spindelform angetroffen. Fig. 37a des vorliegenden Stadiums zeigt die Theilung vollendet. In der Reihenfolge der übrigen Theilungen waltet keine Regel; denn es kann $C5$ vor oder nach $A5$ und $B5$ gebildet werden. Stets aber sind die hinteren Zellen, $C5$ und $D5$, auffallend kleiner als die vorderen. Nach Vollendung dieser Theilung (Fig. 38) besteht die (abgesehen von den M- und den $c3$, $d3$ -Generationen) die ventrale Seite des Eies einnehmende Entodermanlage aus 11 Zellen, nämlich aus A, B, C, D, $A4$, $B4$, $C4$ und $A5$, $B5$, $C5$, $D5$. Man sieht, es fehlt $D4$, welche Zelle das Material für den 2. Somatoblasten oder M geliefert hat, ähnlich wie $d2$ dasjenige für den 1., nämlich für X. Diese 11 Entoblasten verharren nun bis zur annähernden Vollendung der Epibolie, resp. bis zur

Gastrulation im Ruhezustande, um sodann in sehr complicirter Weise das Material zum Aufbau des Mitteldarmes zu liefern.

80-Zellenstadium. Bildung der Nephroblasten durch Theilung von *d* 15 und *c* 15. Das kopfnierenähnliche Organ von Nereis und die Schleimdrüsen von Amphitrite. 6. Theilung der Polzellen des Kreuzes. Übersicht der Zellgenerationen dieses Stadiums sowie ihrer Anordnung. Begrenzung des künftigen Blastoporus. Verhalten der Polkörper. Aberrante 5. Theilung der Makromeren (Fig. 39—41).

Während sich die Producte der 4. Theilung der Polzellen des Kreuzes selbst so theilten, dass die Schwesterzellen *d* 141 und *d* 142 neben einander zu liegen kamen, theilen sich diejenigen der 5. (hier zunächst *d* 15) derart, dass *d* 151 und *d* 152 über einander gerathen, mit anderen Worten, derart, dass *d* 152 (dessen Plasma sich durch sein helles Ansehen auszeichnet) von Anfang in die Tiefe rückt. In dem der Fig. 39 entsprechenden Präparate ist die betreffende nahezu vertical zur Eifläche gerichtete Spindel noch vorhanden, so dass über solchen Theilungsmodus und Einschluss gar kein Zweifel walten kann. Wie schon im vorigen Capitel erwähnt wurde, gelangen bei *Nereis* *d* 15 und *c* 15 als Nephroblasten ungetheilt dadurch in die Tiefe, dass sie versinken und zugleich von den angrenzenden Zellen überwachsen werden. Wilson (92 pag. 402) hat nachweisen können, wie diese Nephroblasten unter bedeutender Volumzunahme und Vacuolisirung ihres Plasmas dem Prototroch zu wandern, einen Canal ausbilden und schließlich als dünne Röhren, dem Prototroch innig angeschmiegt, den ganzen Leib umspannen. Man kann diesem Autor sicher nur zustimmen, wenn er in diesem Gebilde eine Art von Vorniere vermuthet. Nach dem Geschilderten wird es kaum zweifelhaft bleiben können, dass auch bei *Capitella*, trotz ihres abweichenden Bildungsmodus, jene in die Tiefe rückenden Zellen, als Theilungsproducte von *d* 15 und *c* 15, den Nephroblasten Wilson's entsprechen. Im Verfolgen der weiteren Schicksale letzterer war ich aber nicht so erfolgreich wie mein Vorgänger, indem ich wohl in Einem späteren Stadium noch Gebilden begegnete, welche eine Abstammung von den Nephroblasten als möglich erscheinen ließen (vergl. pag. 44 und Fig. 56 *n*), weiterhin aber, trotz emsigen Suchens, keine Spur mehr von ihnen nachzuweisen vermochte. Ich glaube denn auch annehmen zu dürfen, dass diese Nephroblasten bei *Capitella* zwar ebenfalls den Anlauf zu einer gewissen Entwicklung nehmen, sich aber dann

wieder zurückbilden. Wie dem aber auch sein mag, keinenfalls kommt es bei unserer Form zur Ausbildung eines solchen vornierenartigen, unter dem Prototroch gelegenen Organs wie bei *Nereis*, und auch sonst habe ich mich vergeblich bemüht, bei *Capitella* eine dem Pronephros vergleichbare Anlage aufzufinden. Nach Mead (94 pag. 468) entsteht bei *Amphitrite* aus denjenigen Zellen, die bei *Nereis* dieses vornierenartige Organ bilden, ein Paar großer Schleimdrüsen. Im Hinblick auf die bekannten excretorischen Drüsenzellen der Oligochäten (s. 2. Theil. I. Das Ectoderm. 2. Epidermis und larvale Drüsen als Excretionszellen) ließe sich der Ersatz jenes Organs durch solche Zellen wohl begreifen[1].

Gleichzeitig mit der Theilung von *d* 15 erfolgt auch die 6. Theilung der linken hinteren Polzelle des Kreuzes *d* 1 zur Bildung von *d* 16 (Fig. 39 und 40). Auffallenderweise ist diese Theilung nicht so wie bei den vorhergehenden rechtwinklig auf den Arm des Kreuzes, sondern diesem parallel gerichtet. Auffällig ist auch, wie bei diesen Theilungen der Polzellen und des Kreuzes überhaupt die hinteren Arme den vorderen, und von den hinteren wieder der *d*-Arm dem *c*-Arm vorauseilt. So ist im vorliegenden Stadium vorn erst *a* 14 und *b* 14 gebildet und hinten erst *c* 15.

Weiter als bis zu diesem 80 Zellen zählenden Stadium war ich nicht im Stande, die Theilungen der oberen Eifläche zu verfolgen, wogegen mir dies, wie sich im Folgenden zeigen wird, noch für eine beträchtliche Reihe von Theilungen an der unteren Fläche möglich war. Bevor wir uns aber zu diesen wenden, möge die Zellenanordnung unseres letzten in seiner Gesammtheit definirten Stadiums nochmals an der Hand von Fig. 39, 39a und 40, sowie nebenstehender nach Generationen geordneter Liste der Zellen kurz dargestellt werden.

---

[1] Nachdem Obiges schon niedergeschrieben war, ersah ich aus der jüngsten Publication Wilson's (96 pag. 299 Anmerk.), dass er in seiner Deutung in Folge der Mead'schen Publication zweifelhaft geworden ist. Er sagt nämlich: »This organ, doubtfully identified by me as a head-kidney, is probably a mucus gland. (Mead)«. Trotz dieser Rectificirung lasse ich meine obige Darstellung unverändert, weil ich der Ansicht bin, dass wir es sowohl bei *Nereis* als auch bei *Amphitrite* nicht mit Schleimdrüsen, sondern mit Excretionsorganen zu thun haben. Allerdings nicht mit solchen, die im morphologischen Sinne eine »Kopfniere« darstellen, sondern mit solchen, die in die Kategorie der »Excretionszellen« gehören.

Liste der das 80-Zellenstadium (Fig. 39, 39a und 40) constituirenden Zellen.

Mikromeren 1. Generation:	$a1$	$b1$	$c1$	$d1$	
	$a1111$	$b1111$	$c1111$	$d1111$	
	$a1112$	$b1112$	$c1112$	$d1112$	
	$a1121$	$b1121$	$c112$	$d1121$	
	$a1122$	$b1122$	—	$d1122$	
	$a121$	$b121$	$c121$	$d1211$	
				$d1212$	
	$a122$	$b122$	$c122$		
				$d1221$	44
				$d12221$	
				$d12222$	
	$a13$	$b13$	$c13$	$d13$	
	$a14$	$b14$	$c141$	$d141$	
			$c142$	$d142$	
			$c15$	$d151$	
				$d152$	
				$d16$	
Mikromeren 2. Generation:	$a21$	$b21$	$c21$	—	6
	$a22$	$b22$	$c22$	—	
Mikromeren 3. Generation:	$a3$	$b3$	$c31$	$d31$	6
			$c32$	$d32$	
Zellen der X-Generation: ($d2$)	x-x	$x31$	$x32$		8
	$x11$	$x12$	$x21$	$x22$	
Zellen der M-Generation: ($D4$)	$m121$	$m122$	$m22$		7
	$m111$	$m112$	$m211$	$m212$	
Zellen der Makromeren-Generation:	A	B	C	D	
	$A4$	$B4$	$C4$	—	11
	$A5$	$B5$	$C5$	$D5$	
					82 Zellen[1].

Der obere Eipol wird nach wie vor von der unverändert gebliebenen Rosette ($a13$—$d13$) eingenommen. Von ihr gehen die 4 Arme des Kreuzes aus, dessen Polzellen an den Prototroehring stoßen, und dessen Figur in Folge der Parallelltheilungen der Armzellen entfernt nicht mehr so scharf wie früher hervortritt. Die Räume zwischen der Rosette und den Armen des Kreuzes werden von den Derivaten der intermediären Gürtelzellen $a12$—$d12$ eingenommen, von welchen $a12$, $b12$ und $c12$ je in 2, $d12$ dagegen schon in 5 Zellen

[1] Das Plus von 2 Zellen gegenüber Fig. 39 und 39a wird dadurch bedingt, dass bei dem diesen Figuren zu Grunde liegenden Präparate $A5$ und $B5$ nicht kenntlich waren.

getheilt ist, Zellen, welche theilweise $x31$ und $x32$ bedecken. Der nur hinten durch die x unterbrochene Prototrochring besteht fortdauernd aus 15 Zellen, indem sich $c112$ auch in diesem Stadium noch nicht getheilt hat. Parallel dem Prototroch und ebenfalls nur hinten von den x, resp. den m unterbrochen, bilden einen zweiten äußeren Ring die Mikromeren der 2. und 3. Generation in ihrer alternirenden Aufeinanderfolge. Während erstere, die Oesophagoblasten, alle die Zweitheilung erfahren haben, sind von den letzteren die vorderen $a3$ und $b3$ im Gegensatze zum vorhergehenden Stadium in den Präparaten des vorliegenden Stadiums noch ungetheilt, ein vielsagendes Factum, wenn man bedenkt, dass die Mikromeren der 1. Generation, wie aus vorstehender Übersicht hervorgeht, schon 4—6 Zellengenerationen und die stattliche Zahl von 44 Zellen producirt haben. Den hinteren Eipol nimmt die so wie in den vorhergehenden Stadien aus 8 Zellen bestehende X-Generation ein, und die untere Eifläche endlich besteht vorn aus den 11 Entoblasten und hinten aus der wie im vorhergehenden Stadium aus 7 Zellen sich zusammensetzenden *M*-Generation, so wie aus den hinteren Mikromeren der 3. Generation. Man sieht (hauptsächlich im Profil Fig. 40), wie in diesem Stadium die Epibolie etwa zu $^3/_4$ vorgeschritten ist, und zwar derart, dass (in Folge der raschen Vermehrung der x und m) die hintere Zellhaube viel weiter nach vorn reicht als die vordere nach hinten.

Der Rand des künftigen Blastoporus wird vorn und seitlich von den Derivaten der Mikromeren 2. und 3. Generation, hinten dagegen ausschließlich von Derivaten der *M*-Generation, und zwar speciell von denjenigen der Pädoteloblasten $m12$ und $m22$ gebildet (Fig. 39 *a*).

Noch sei erwähnt, dass bis zu diesem Stadium in den meisten Eiern die Polkörper (*P*), allerdings in etwas degenerirtem Zustande, in die Tiefe gesunken und meist vom Pole abgerückt, zu erkennen waren.

Das in Fig. 41 abgebildete Ei stammt aus derselben Zucht wie dasjenige, nach dem das vorliegende Stadium beschrieben worden ist. Offenbar in der Entwicklung etwas zurückgeblieben, zeigt es den seltenen Fall, dass alle Makromerenkerne gleichzeitig die Spindeln zur letzten (5.) Theilung ausgebildet haben. Auch in der *M*-Generation weist es bei solchen Zellen noch Spindeln auf, die sich an den Präparaten der Fig. 39—40 schon getheilt darstellten.

7.—9. Theilung der *M*-Generation. Lage der Cölotelobla sten *c* 31 und *d* 31 (Fig. 42—43).

Die Zellen der *M*-Generation, deren Kerne sich im vorigen Stadium alle im activen Zustande befanden (Fig. 39*a*), erleiden nun in rascher Aufeinanderfolge ihre weiteren Theilungen, und zwar fortdauernd in überraschender Übereinstimmung mit dem Schema. Zunächst erfolgt als 7. Theilung diejenige von *m* 22 in *m* 221—*m* 222 (Fig. 42 und 42*a*), sodann fast gleichzeitig als 8. und 9. diejenige von *m* 111 in *m* 1111 und *m* 1112, und diejenige von *m* 211 in *m* 2111 und *m* 2112 (Fig. 43). Man beachte, wie nicht nur die Reihenfolge, sondern auch die (stets rechtwinklig auf einander folgende) Richtung dieser Theilungen genau derjenigen des Schemas entspricht. Als Abweichung davon ist nur hervorzuheben, dass *m* 222 bereits eine Spindel aufweist, während seine Theilung erst als 15. figurirt (vergl. Schema pag. 21).

Da im nächsten Stadium von den Theilungsproducten der hinteren Mikromeren des 3. Quartetts, also von *c* 3 und *d* 3, die *c* 31 und *d* 31 als Polzellen des mesoblastischen Keimstreifes oder als Cölotelobla sten einzusinken und überwachsen zu werden beginnen, so ist es wichtig, hier, unmittelbar bevor dieser Process beginnt, ihre Lage zu den angrenzenden Zellen festzustellen, um über die Herkunft dieser Teloblasten keinen Zweifel aufkommen zu lassen. *c* 31 = *C.T.r* wird also (Fig. 43) umgeben von *c* 32, *m* 2112, *m* 222 und *C* 5; *d* 31 = *C.T.l* von *a* 21, *d* 32, *x* 122, *D* 5, *A* und *A* 4.

10—11. Theilung der *M*-Generation und Lage ihrer Zellen. Beginn des Versinkens und der Überwachsung der Cölotelobla sten. Reihenförmige Anordnung der Entoblasten und Concentrirung ihrer Kerne am ventralen Pole. Verschwinden der Brechungslinie. Lage der Oesophagobla sten (Fig. 44 u. 45).

Die 10. Theilung der *M*-Generation zerlegt ganz nach dem Schema *m* 121 in *m* 1211 und *m* 1212 (Fig. 44); die 11. müsste dem Schema zufolge *m* 221 betreffen, anstatt dessen aber hat sich in dem genannter Figur zu Grunde liegenden Eie *m* 112 in *m* 1121 und *m* 1122 getheilt, was der 12. Theilung des Schemas entspricht. Abgesehen aber von dieser und der früher erwähnten kleinen Abweichung des Theilungsrhythmus spielten sich bei der nun aus 12 Zellen bestehenden *M*-Generation die Theilungen alle genau dem Schema (pag. 20) gemäß ab, und obwohl ich von hier an wegen ihrer raschen Aufeinanderfolge auch diese Theilungen nicht mehr zu verfolgen im

Stande war, so lässt sich doch mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, dass sie auch weiterhin gesetzmäßig erfolgen.

Man beachte, wie nun die untere, hintere Eifläche, abgesehen von ihrem rechten, von mehreren Zellen der *X*-Generation eingenommenen Rande, ausschließlich von den in 3 Reihen über einander liegenden Zellen der *M*-Generation bedeckt wird; und zwar bestehen die hinteren Reihen aus Derivaten der *m*11 und *m*21 und die vorderste aus Derivaten der *m*12 und *m*22. Letztere, also die Abkömmlinge der Pädoteloblasten, bilden allein die hintere Lippe des Blastoporus, und diese ihre Lage befähigt sie zu dem nun bald herannahenden Versinken in das Ei-Innere vorzüglich. Voran in diesem Processe, allerdings nur um ein sehr kleines Zeitintervall, gehen ihnen aber die Cölоteloblasten, zu denen wir uns daher auch wenden wollen.

Fig. 44 repräsentirt die Abbildung eines Präparates, in dem die beiden Cölоteloblasten gerade im Begriffe sind, einzusinken und überwachsen zu werden. Die bereits von den angrenzenden Zellen bedeckten Theile sind roth gehalten. Der linke Cölоteloblast *d*31 = *C.T.l* wird umgeben von *d*32, *x*, *m*122, *D*5, *A* und *A*4, der rechte *c*31 = *C.T.r* von *c*32, *m*2112, *m*222, *C*5 und *C*4. Vergleicht man diese Umgebung mit der am Ende des vorigen Capitels nach Fig. 43 unmittelbar vor der Überwachsung festgestellten, so lässt sich (abgesehen davon, dass bei Fig. 44 rechts *C*4 und bei Fig. 43 links *a*21 an der Begrenzung theilnehmen, was von kleinen Zellverschiebungen abhängt) eine vollkommene Übereinstimmung constatiren, so dass über die Identität der dem Einschlusse unterliegenden Cölоteloblasten mit *c*31 und *d*31 auch nicht der leiseste Zweifel walten kann.

In Fig. 45, einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium, sehen wir den rechten Cölоteloblasten noch theilweise frei, den linken dagegen total eingeschlossen.

Sowohl die Zellen der *M*-Generation als auch die Zellen aller übrigen Anlagen haben starke Vermehrungen erfahren, und demgemäß hat auch die Epibolie weitere Fortschritte gemacht.

Gleichzeitig erlitten auch die Entoblasten eine starke Veränderung ihrer Lage. Es ist, als ob in Folge eines seitlich zur Wirkung gelangten Druckes an Stelle der früheren eine reihenförmige Anordnung eingetreten wäre, und dadurch, dass *A* und *C* zwischen *B* und *D* gedrängt wurde, ist auch die Brechungslinie verschwunden.

Die auffallend maulbeerförmig gewordenen Kerne der Entoblasten sind nahe an den ventralen Pol gerückt, so dass sie bei der Profilansicht in ganz oberflächlicher Lage erscheinen.

Schließlich sei noch erwähnt, wie der obere und seitliche Rand des Blastoporus nach wie vor von den Derivaten der Mikromeren 2. Generation, *a* 2—*c* 2, den Oesophagoblasten, eingenommen wird.

Einschluss der beiden Cöloteloblasten vollendet. Ausbildung der Kernspindeln zu ihrer ersten Theilung (Fig. 46 u. 47).

Während in dem der Fig. 45 zu Grunde liegenden Eie des vorhergehenden Stadiums der linke Cöloteloblast (*C.T.l* = *d* 31) eingeschlossen, der rechte (*C.T.r* = *c* 31) dagegen noch theilweise frei geblieben war, wies das etwas weiter in der Entwicklung vorgeschrittene Ei, nach dem Fig. 46 des nun zu besprechenden Stadiums angefertigt worden, beide Cöloteloblasten nicht nur total eingeschlossen, sondern auch in Vorbereitung zu ihrer 1. Theilung auf, und zwar liegen die betreffenden Spindeln bilateral symmetrisch, ungefähr in einem Winkel von 45° zur Längsachse. Der optische Contrast des Plasmas der Teloblasten sowie die Größe derselben haben gegenüber den vorhergehenden Stadien noch zugenommen. Fig. 47 stellt einen Querschnitt durch ein ähnliches Ei dar, in welchem der rechte (total eingeschlossene, aber noch nicht in Theilung begriffene) Cöloteloblast getroffen wurde; man sieht, wie auch im fixirten Zustande das Plasma dieses Teloblasten sich durch seine Homogenität scharf von dem der übrigen Zellen abhebt. Im Übrigen ließen sich im vorliegenden Stadium gegenüber dem vorhergehenden keine anderen erwähnenswerthe Fortschritte nachweisen, und wenn ich es trotzdem in einem besonderen Kapitel besprochen habe, so geschah es eben im Hinblick auf die hohe Bedeutung, welche dem Einen Ereignisse, nämlich dem Einschlusse der beiden Zellen *c* 31 und *d* 31 als Polzellen der künftigen Mesodermstreifen oder als Cöloteloblasten, zukommt.

Einschluss der Pädoteloblast-Derivate und Umwandlung derselben in die definitiven Pädomesoblastzellen. Vergleich mit Wilson's Darstellung bei Nereis. Vermehrung (amitotische?) der Entoblastkerne und Umwandlung derselben in die Kerne der Entoderm-Mutterzellen (Fig. 48—52).

Gleichzeitig mit den zum Versinken und Einschlusse der Cöloteloblasten führenden Vorgängen findet eine sehr rege Vermehrung

der *M*-Generation, insbesondere ihrer vorderen, von den Pädoteloblasten *m* 12 und *m* 22 abstammenden Zellen statt, so dass der hintere Rand des Blastoporus, insbesondere aber jene Winkel, wo die Cöloteloblasten eingesunken sind, von einer großen Zahl auffallend kleiner Zellen gebildet wird (Fig. 45 und 46). Und diese, resp. ihre weiteren Theilungsproducte, unterliegen nun als Derivate der Pädoteloblasten ebenfalls dem Einschlusse. Im Gegensatze zu den rothen Cöloteloblasten wurden sie in den den Einschluss demonstrirenden Figuren blau wiedergegeben. In einzelnen Fällen beginnt dieser Einschluss erst, nachdem die Cöloteloblasten schon in die Tiefe gerückt sind, ja selbst erst, wenn sich letztere zu ihrer 1. Theilung anschicken; in anderen Fällen dagegen erfolgt der Einschluss gleichzeitig mit demjenigen der Cöloteloblasten: so in dem Eie, nach dem Fig. 48 angefertigt wurde; und da dieses Ei von derselben Zuchtserie wie das der Fig. 46 zugehörige herrührt, so ergiebt sich daraus, dass in dieser Hinsicht keine Regel waltet, und allgemein angenommen werden kann, dass die Cöloteloblasten und die Derivate der Pädoteloblasten gleichzeitig zum Einschlusse gelangen. Entsprechend der annähernden Übereinstimmung im Zeitpunkte waltet auch annähernde Übereinstimmung im Orte, wo der Einschluss geschieht: es versinken nämlich die Derivate der Pädomesoblasten ebenfalls am Blastoporusrand, und zwar hart neben den Cöloteloblasten, etwas nach innen der Medianlinie zu gerückt. Wie viele solche Derivate ins Ei-Innere gelangen, auch nur annähernd festzustellen, ist aus dem Grunde kaum möglich, weil die betreffenden Zellen, nachdem sie einmal eingesunken sind, nicht etwa liegen bleiben, sondern sofort unter gleich zu besprechenden Modificationen sich im Dotter zerstreuen (Fig. 50 und 51 *P.M.Z.*). Aber wenn man erwägt, dass Fig. 48 einseitig 3, also im Ganzen 6, und die nach einem wenig älteren Eie angefertigte Fig. 49 einseitig 6, also im Ganzen 12 solcher Zellen aufweist, und dass bis zum Schlusse des Blastoporus, wo der Process natürlich zu Ende kommen muss, noch eine oder mehrere Stunden verlaufen, so könnte die Zahl der zum Einschlusse gelangenden Derivate immerhin eine ziemlich beträchtliche sein. Wie dem aber auch sein mag, die Pädoteloblast-Derivate erfahren sofort nach ihrem Einschlusse eine höchst auffallende Metamorphose, indem sie, bis dahin schon sehr klein, noch mehr an Größe abnehmen und sich abrunden. Zugleich wird ihr Plasma ganz homogen und hell, und die nur noch als Punkte erscheinenden Kerne werden in hohem Maße chromophil. So groß ist der

Contrast, dass man, ohne sie bei ihrer Wanderung verfolgt zu haben, ihre Identität mit den Pädoteloblast-Derivaten kaum für wahrscheinlich zu halten geneigt sein würde. In diesen Gebilden, die, wie schon erwähnt, noch vor dem Schlusse des Blastoporus sich im Dotter zu zerstreuen beginnen (Fig. 50 und 51 *P.M.Z*), haben wir nun die definitiven Pädomesoblastzellen vor uns, aus denen direct die larvalen Mesoblastorgane hervorgehen, ebenso wie aus den Cölomesoblastzellen (also den Derivaten der Cöloteloblasten) die dauernden Cölomesoblastorgane sich aufbauen. Ein Unterschied in den beiderseitigen Processen besteht nur darin, dass die Cöloteloblasten erst nach ihrem Einschlusse der Theilung unterliegen, die Pädoteloblasten dagegen eine Vermehrung schon vor ihrem Einschlusse erfahren.

Wenn einerseits gerade das Schicksal des 2. Somatoblasten oder von *M* einen der auffälligsten Differenzpunkte zwischen *Capitella* und *Nereis* bildet (vergl. oben pag. 11, 13, 15, 26, 27 und weiterhin pag. 48), so fehlt es doch auch nicht an Punkten theilweiser Übereinstimmung, und diese betreffen speciell die von mir als Pädomesoblasten, resp. als Pädomesoblastzellen bezeichneten Derivate von *M*, also *m* 12 und *m* 22 (Fig. 31 etc.). Entsprechend Wilson's Beschreibung (92 pag. 405 und 411) theilt sich nämlich *M* bei *Nereis* ebenfalls zunächst in 2 Zellen, und zwar in die primären Mesoblasten *M*, *M* (= *m* 1, *m* 2 *Capitella*), ferner sprossen dann ebenfalls genau wie bei *C.* vom vorderen Rand jedes *M* eine kleine platte Zelle, die von Wilson (nebst den ferneren Producten dieser Sprossung) collectiv als *m* bezeichnet werden (= *m* 12, *m* 22 *C.*). Während nun aber bei *C.* sowohl die *m* 1, *m* 2, als auch die *m* 12, *m* 22 gleicherweise einer Reihe streng gesetzmäßiger weiterer Theilungen unterliegen und dann erst (und zwar nur die Producte von *m* 12 und *m* 22) eingeschlossen werden, fahren nach Wilson bei *N.* seine *M*, *M* fort, kleine Zellen (*m*) zu sprossen, die zunächst unter Ausbildung von Pigment an der Oberfläche vor den *N*-Derivaten als Zellenhaufen (pigment area) liegen bleiben, während die *M*, *M* eingeschlossen werden, um sich, nachdem sie zunächst noch eine Anzahl weiterer *m* geliefert haben, in mehr regelmäßiger Weise zur Bildung der Mesoblastbänder zu theilen. Die so entstandenen Zellen, also die *m* oder die Elemente der »pigment area«, wandern schließlich nach innen, um als »secundärer Mesoblast« wenigstens theilweise die Splanchnopleura zu bilden. Wenn es nach dem Vorhergehenden wohl kaum einem Zweifel unterliegen kann, dass dieser »secundäre Mesoblast« Wilson's, was die

Genese betrifft, identisch ist mit dem, was ich als Larvenmesoblast oder als Pädomesoblast bezeichnet habe, so müssen unsere so abweichenden Befunde über das Schicksal dieses Mesoblasts um so auffälliger erscheinen. Ich darf nämlich aus meinen im Nachfolgenden enthaltenen Beobachtungen mit Sicherheit schließen, dass der Pädomesoblast (wie der Name sagt) hauptsächlich Larvenmuskulatur zu bilden berufen ist, und aus den von mir abgebildeten Präparaten (Schnitten) wird sich ebenfalls mit Sicherheit erkennen lassen, dass bei *Capitella* das Material für die Splanchnopleura lediglich von den Somiten, also vom Cölomesoblast, geliefert wird. Es darf hier indessen nicht unerwähnt bleiben, dass gerade wegen dieses Punktes Wilson (92 pag. 413) sich am Schlusse seiner Darstellung eine nochmalige Prüfung vorbehalten hat, indem er sagt: »I have not yet fully investigated this process« [nämlich die Einwanderung des secundären Mesoblasts] »by means of section, and hence must speak of it with some reserve.«

Gleichzeitig mit dem Einschlusse der beiderlei Mesoblastanlagen erfolgt der zweite für dieses Endstadium des 2. Tages charakteristische Vorgang, nämlich der Zerfall der bereits im vorhergehenden Stadium so auffällig maulbeerförmig gewordenen und hart an den vegetativen Pol gerückten Entoblastkerne. Wenn man die Fig. 45, 46 und 48 *E.B.K* einer- und die Fig. 49—52 *E.M.K* andererseits ins Auge fasst, so wird man sich, bei aller Skepsis amitotischer Theilung gegenüber, kaum dem Schlusse entziehen können, dass ein solcher Zerfall hier stattgefunden habe, denn die Kerne der zuletzt erwähnten Figuren sind nicht mehr maulbeerförmig, sondern glatt und treten häufig noch in Gruppen zu 3 und mehr auf, so, als ob sie im Begriffe wären, zu zerfallen. Überdies waren in diesem Momente lebhafter Vermehrung Anzeichen von Karyokinese, die sich doch vorher bei jeder Vermehrung der Entoblasten und auch später wieder bei Vermehrung der fraglichen Zerfallproducte unschwer feststellen ließen, nie zu entdecken. Einen ganz ähnlichen Zerfall der Urentodermkerne hat aber auch v. Wistinghausen (91 pag. 65) von *Nereis* beschrieben, und wenn er auch im Hinblick auf das Misstrauen gegen Beobachtungen über directe Theilung sich nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden wagte (und sich ein anderer von ihm citirter Autor, nämlich Spengel [79 pag. 378], aus gleichem Grunde über ähnliche Befunde bei *Bonellia* noch reservirter geäußert hat), so lässt sich doch in Anbetracht der sich häufenden Erfahrungen die Möglichkeit schwer von der Hand weisen, dass die Entoblastkerne, bevor sie

sich in die Entoderm-Mutterkerne umwandeln, sich einmal amitotisch vermehren. Ich möchte nämlich vorgreifend schon hier erwähnen, dass sich die Zerfallproducte der Entoblastkerne nicht etwa direct in die Kerne des künftigen Mitteldarmepithels umwandeln, sondern als Entoderm-Mutterkerne (*E.M.K*) vorher karyokinetische Theilungen eingehen, und dass erst die hieraus reresultirenden, optisch, chemisch und morphologisch von den Mutterkernen sehr abweichend sich verhaltenden Kerne zu den definitiven Entodermkernen (*E.K*) werden. Was mich davon abhielt, mich über die amitotische Vermehrung der Entoblastkerne bestimmter zu äußern, ist die Thatsache, dass dieselben auch in früheren Stadien (vergl. Taf. 1 und 2), wo ihre Vermehrung sicher mitotisch erfolgt, bereits ein ähnliches, wenn auch entfernt nicht so ausgesprochenes maulbeerförmiges Ansehen darboten. Dies könnte aber auf dem von Cytologen, so von Mead (95 pag. 314) bei der Theilung der Eizelle von *Chaetopterus*, beschriebenen bläschenförmigen Zerfall der Chromosomen beruhen, so dass die beiden Maulbeerformen nicht die gleiche Bedeutung zu haben brauchten.

Dritter Tag (Taf. 4 Fig. 53—57).

Vollendung der Epibolie. Bildung eines intralecithalen Urdarmes. Zeitliche Relation zwischen Gastrulation und Blastoporus-Verschluss. Modus dieses Verschlusses. Einschluss der Oesophagoblasten nach ihrer Theilung. Weitere Theilung derselben nach ihrem Versinken. Nachrücken der Stomatoblasten. 1. Theilung der Cöloteloblasten und asymmetrische Lage derselben. Nephroblasten. Abwerfen der Eihaut und Bildung der Cuticula.

Gleichzeitig mit der Vollendung der Epibolie oder dem Schlusse des Blastoporus rücken die durch Zerfall der Entoblasten entstandenen Entoderm-Mutterkerne in die Tiefe, und um sie herum bilden sich nun Zellgrenzen, und zwar die der Entoderm-Mutterzellen (Fig. 53 und 53*a* *E.M.K* und *E.M.Z*). Diese Zellen haben aber als solche nur einen kurzen Bestand, indem sie unter gleichzeitiger Ausbildung einer Urdarmhöhle karyokinetischer Theilung unterliegen (Fig. 53*a* *E.K*), und die Producte dieser Theilung, nämlich die künftigen, übrigens noch mancherlei erhebliche Modificationen erleidenden Entodermzellen (*E.Z*), bilden nun ein ziemlich regelmäßig den Urdarm begrenzendes Epithel (Fig. 54*b* und Fig. 55 bis Fig. 55*b*).

Die citirten Figuren, insbesondere die Schnitte, lassen erkennen, dass *Capitella* ein typisches Gastrulastadium durchläuft, und dass der specielle Modus dieser Gastrulation (intralecithaler Urdarm) lediglich durch die colossale Ausbildung des Dotters bedingt wird. Die Gastrulation verläuft bald derart, dass sich zunächst der Blastoporus schließt, und sodann erst embolisch der Urdarm zur Anlage gelangt, bald derart, dass dieser embolische Process noch vor dem Blastoporusschluss eingeleitet wird (Fig. 53 und 53*a*).

Der Verschluss des Blastoporus kann in zweierlei Weise erfolgen: entweder nämlich können sich seine Ränder geradlinig an einander legen (Fig. 54 *B.P*), wobei dann die beiderseitigen Zellen in 2 Längslinien zur Berührung kommen (Prostomanaht Goette, Gastrularaphe Hatschek), oder aber diese Ränder schließen sich in Form eines unregelmäßigen sternförmigen Porus. Der Verschluss des Blastoporus wird in beiden Fällen vollkommen: nie habe ich an irgend einer Stelle einen Rest offen geblieben gesehen, so dass der Mund, der, wie wir sehen werden, erst am folgenden Tage, nach dem Versinken der Oesophagoblasten, und zwar an derselben Stelle, als Einstülpung entsteht, sich als eine Neubildung darstellt. Eine ähnliche Verschiedenheit in der Form des Blastoporus-Verschlusses hat Wilson (89 pag. 400 Anmerkung) bei *Lumbricus* beobachtet. Er sagt: »There is a considerable variation in the closure of the blastopore, owing to differences in the rate of folding between the sides and the posterior margin of the blastopore. As a rule the sides fold in more rapidly than the hinder lip, thus giving rise to a slit-like blastopore, but in some cases the reverse is true, so that the blastopore never appears as a slit, but always as a rounded opening.«

Der Rand des sich schließenden Blastoporus war nach wie vor von den Mikromeren 2. Generation (*a*2, *b*2, *c*2), also von denjenigen Zellen, welche Wilson als Stomatoblasten bezeichnete, eingenommen. Ich habe, wie schon oben pag. 10 erwähnt wurde, im Gegensatze zu meinem Vorgänger diese Zellen Oesophagoblasten genannt, weil sie lediglich die Anlage für den Oesophagus und Pharynx bilden, d. h. weil das Material für das Mundepithel oder das Stoma jedenfalls einem anderen, peripher von den Oesophagoblasten gelegenen Zellkranze entnommen wird, und es sind daher auch die letzteren Zellen, die ich als Stomatoblasten bezeichne. Fig. 53 stammt von einem Präparate, an dem sich die Oesophagoblasten deutlich erkennen ließen. Es sind deren 12 vorhanden, nämlich 4 Derivate von *a*2, 4 von *b*2 und 4 von *c*2, woraus also hervorgeht, dass diese Zellen des 2. Mikromeren-

Quartetts eine zweimalige Theilung erfahren haben. Der von diesen 12 Oesophagoblasten gebildete Zellkranz weist hinten links (in der das Ei von unten darstellenden Fig. 53 hinten rechts) eine Lücke auf: es ist der Ort, wo die entsprechenden Derivate von *d* 2 liegen müssten, wenn diese Zelle nicht, wie erinnerlich, von Anfang an als 1. Somatoblast oder *X* eine ganz andere Bestimmung erhalten hätte.

Schon vor dem Schlusse des Blastoporus fangen die Oesophagoblasten an, einzusinken. So sehen wir in Fig. 53 (*Oe.B*) deren 2, nämlich 1 Derivat von *b* 2 und 1 Derivat von *c* 2 (deren Kerne bei tiefer Einstellung durch ○ angedeutet) im Begriffe solchen Versinkens. In Fig. 54, wo der Blastoporus bereits bis auf einen feinen Längsspalt geschlossen ist, ließen sich oberflächlich nur noch 4 Oesophagoblasten erkennen (wovon einer im Versinken begriffen), wogegen die übrigen, 11 an der Zahl, schon in der Tiefe lagen (Fig. 54*a* und Fig. 55—55*b* *Oe.B*). Die Gesammtzahl 15 beweist, dass mit dem Einschlusse auch eine weitere Theilung der Oesophagoblasten einhergeht.

Aus der vorhergehenden Schilderung erhellt, dass dieser Einschluss in einer sehr eigenthümlichen Weise verläuft, nämlich nicht etwa so, dass sich die Oesophagoblasten um den letzten Spalt des Blastoporus gruppiren und vor seinem totalen Schlusse eingestülpt oder eingezogen werden, sondern so, dass sie ganz allmählich kurz vor und kurz nach Schluss des Blastoporus einzeln in die Tiefe sinken. Und eben dadurch wird es ermöglicht, dass, bevor noch alle Oesophagoblasten versunken sind, die Umgebung der Blastoporusnaht schon theilweise von mehr peripher gelegenen (kleineren) Zellen besetzt wird (Fig. 54 *Sta.B*), von Zellen, die wir im nächsten Abschnitte als Bildner des Mundhöhlenepithels oder Stomatoblasten näher zu betrachten haben werden.

Gleichzeitig mit der Ausbildung des Urdarmes haben die Cölotheloblasten ihre erste Theilung erfahren, und zwar erfolgt diese Theilung ungleichmäßig, indem die vordere Tochterzelle viel kleiner ist als die hintere Mutterzelle (Fig. 53*a*). Diese Figur zeigt uns noch ein weiteres bemerkenswerthes Verhältnis, nämlich die asymmetrisch gewordene Lage der beiden Cölomesoblasten. Während der linke mehr vorn und allseits von Dotter umgeben liegt, erscheint der rechte weiter nach hinten und hart an das Ectoderm herangerückt. Wir werden weiterhin sehen, wie auch der linke Cölomesoblast allmählich an das Ectoderm heranrückt, und wie gerade dieser Umstand viel zu der falschen Auffassung von der ectodermalen Abstammung des Mesoblastes beigetragen haben muss.

Im Bereiche der beiden Cölotelobla sten (Fig. 53*a*) befinden sich noch mehrere Derivate der Pädotelobla sten, welche ihre Umwandlung in Pädomesoblastzellen noch nicht erfahren haben; einzelne solche aber finden sich im Dotter zerstreut (*P.M.Z.*).

In verschiedenen Eiern vom 3. Tage fand ich hinten in der Region, wo später der Paratroch entsteht, beiderseits unter dem Ectoderm 2 riesige Zellen. Fig. 56 zeigt den hinteren Abschnitt eines solchen Eies im Profil; die eine der fraglichen Zellen ist total eingeschlossen, die andere (in Theilung begriffene) bis auf einen kleinen Spalt. Ich habe oben pag. 31 schon vorgreifend darauf hingewiesen, dass wir in diesen beiden Zellen wahrscheinlich die allerdings stark modificirten Nephroblasten Wilson's vor uns haben, welche bei *Nereis* unter den Prototroch zu liegen kommen, um sich da in ein vornierenartiges Organ umzuwandeln.

Als einer recht auffälligen Erscheinung an den Eiern des 3. Tages muss endlich noch erwähnt werden, dass sich die bis dahin straff dem Zellenleib anliegende Dotterhaut abzulösen beginnt (Fig. 56) und unzweifelhaft unter Bildung einer Cuticula abgeworfen wird (Fig. 57). Es ist gewiss bezeichnend, dass sich dieser Act, wie aus dem nächsten Paragraphen hervorgehen wird, kurz vor dem Erscheinen der allgemeinen Bewimperung des Embryos vollzieht.

Vierter Tag (Taf. 4 Fig. 58—64).

Bedeckung des Embryos mit feinen Cilien. Anlage der provisorischen und definitiven Troche. Abstammung der Prototroch- und Paratroch-Zellen. Entstehung der Scheitelplatte aus Zellen des Kreuzes. Fehlen des apicalen Wimperschopfes. Anlage der Bauchplatten. Ihre Zellreihen. Neuroteloblast. Hauptmaterial der Platten das Derivat der beiden Somatoblasten. Angaben Wilson's und v. Wistinghausen's. Bildung der Mundbucht. Gruppirung der Stomatoblasten. Ihre Abstammung von den Mikromeren 3. Generation. Verhalten dieser Zellen bei Nereis. Weitere Vermehrung der Cölotelobla sten. Bildung der Cölomesoblaststränge. Ihre Annäherung an das Ectoderm. Gruppirung der Pädomesoblastzellen, besonders im Bereiche der Scheitelplatte und der Pharynxanlage. Frühe Sonderung dieser Organe durch die Brutpflege nutzlos geworden. Vermehrung der Urdarmzellen und Modification ihrer Kerne (Fig. 58—60).

Der aus der Eihaut geschlüpfte Embryo, dessen ectodermale Zellen seit Beendigung der Epibolie eine bedeutende Abplattung

und entsprechende Ausdehnung erfahren haben, ist nun am größten Theil seines Leibes mit sehr feinen Wimpern bedeckt, die allerdings nur von kurzer Dauer sind, indem sie, sobald die Troche zu functioniren beginnen, also nach Ablauf des 4. Tages, schon wieder verschwinden. Diese Wimpern sind so zart, dass ihr Nachweis schwierig ist, und da meist nur diejenigen bestimmter Körperstellen wahrgenommen werden, und die Embryonen überdies rotiren und sich contrahiren, so lässt sich über die Ausdehnung der Bewimperung nur schwer ins Klare kommen.

Die Regionen, wo Prototroch und Paratroch zur Anlage gelangen, sind an den frischen Embryonen durch je eine (insbesondere seitlich im optischen Schnitte deutliche) Einschnürung gekennzeichnet, und an Oberflächenbildern entsprechend behandelter Präparate kommen auch die Zellen der betreffenden Organe zum Vorscheine. Das Studium der Entwicklung dieser Organe ist dadurch sehr erschwert, dass zunächst provisorische Troche mit sehr feinen Cilien und dann erst die definitiven Troche mit den mächtigen Geißeln zur Ausbildung gelangen. Fig. 58 und 59 zeigen uns die Anlage des Prototrochs in Form mehrerer zwischen Gehirn- und Mundanlage verlaufender Zellreihen. Stellenweise kann man eine vordere Reihe kleinerer sowie eine hintere Reihe größerer Zellen erkennen, und es stellt denn auch die vordere Reihe die Anlage der provisorischen, die hintere diejenige des definitiven Troches dar, womit jedoch nicht gesagt sein soll, dass die Zellen des ersteren nicht ebenfalls beim Aufbau des definitiven Troches Verwendung finden. Etwas klarer liegt die Sache mit dem Paratroch, indem zur Zeit, wo der provisorische Paratroch nahe vor seinem Functioniren steht, der definitive erst durch 6 durch ihre riesigen Kerne ausgezeichneten Zellen, die noch weit von einander abstehen, angelegt ist. Fig. 58, besonders aber Fig. 59 *Pa* lassen diese Zellen erkennen. Dahinter verläuft (allerdings nicht allzu scharf abgegrenzt) die kleinzellige Reihe des provisorischen Paratrochs.

Über die Herkunft der die beiden Troche zusammensetzenden Zellen vermochte ich leider nicht ins Klare zu kommen, indem eben *Capitella* durchaus kein für das Studium der Entwicklung dieser Organe geeignetes Object darstellt. Es wurden zwar im Hinblick auf die so bestimmten Angaben Wilson's und anderer Autoren auch von mir die Theilproducte der Zellgeneration *a* 11—*d* 11 als Trochoblasten bezeichnet, aber die Continuität zwischen den betreffenden Zellen einer- und den späteren Prototrochzellen andererseits zu ver-

folgen war mir nicht möglich. Über die Abstammung der den Paratroch bildenden Zellen existirt, so weit meine Kenntnis reicht, nur Eine Angabe, und zwar die von Mead (94 pag. 468) über *Amphitrite*. Hier bestehe nämlich, wenn der Prototroch bereits complet geworden, die Anlage des Paratrochs aus 4 Zellen, von denen Eine der Descendent von $x1$ und die anderen 3 die Descendenten von $x2$ seien. Ich halte es für höchst wahrscheinlich, dass auch der definitive Paratroch von *Capitella* von der X-Generation abstammt, nur scheinen mir dafür bei unserer Form die von Anfang an durch ihre Größe, sowie durch ihre Lage ausgezeichneten $x3$-Derivate (Fig. 36—40) eher geeignet, als die $x1$ und $x2$. In Bezug auf die Zellreihe des provisorischen Paratrochs spricht viel dafür, dass sie von den hinteren intermediären Gürtelzellen, also $c12$ und $d12$ abstammt. Insbesondere $d12$, welche unmittelbar vor $x3$, dem muthmaßlichen anderen Paratroch-Bildner gelegen (Fig. 35—40) und durch ihre vorauseilende teloblastenartige Theilung ausgezeichnet ist (vergl. oben pag. 29), dürfte hierfür in Betracht kommen. Eine willkommene Stütze für diese meine Ansicht erblicke ich darin, dass auch Wilson (92 pag. 399) vermuthungsweise die intermediären Gürtelzellen als an der Prototrochbildung, und zwar ebenfalls speciell an der des vorderen kleinzelligen Gürtels betheiligt hingestellt hat.

Unmittelbar vor der Prototrochanlage ist das Ectoderm mehrschichtig geworden: wir haben die zunächst durchaus unpaare Anlage des Gehirns, die Scheitelplatte, vor uns (Fig. 58*a G*). Was die Herkunft der diese zusammensetzenden Zellen betrifft, so hat wie das schon oben pag. 7 bei anderer Gelegenheit erwähnt werden, musste, v. Wistinghausen (91 pag. 54) die Ansicht ausgesprochen, dass bei *Nereis* die Mikromeren des 1. Quartetts, also $a1$—$d1$, längere Zeit am oberen Pole unverändert liegen bleiben, um später, nachdem die übrigen Mikromeren sich schon vielfach getheilt haben, ihrerseits nun ausschließlich als Encephaloblasten das Material für das Gehirn und die Sinnesorgane des Kopfes zu liefern. Es wurde bereits an citirter Stelle ausgeführt, wie in diesem Punkte v. Wistinghausen zweifellos geirrt hat, indem ja von diesem 1. Mikromerenquartett die Trochoblasten, das apicale Organ, resp. die Rosette und das Kreuz, ferner die Excretionszellen und wahrscheinlich auch Theile der Epidermis abstammen. Aber was die Gehirnanlage angeht, so hat er doch wenigstens theilweise das Richtige getroffen; denn auch Wilson (92 pag. 402) hält es für sicher, dass die das Kreuz constituirenden Zellen (vergl. oben pag. 28, sowie Fig. 29, 32, 35—37

und 39), also ebenfalls Descendenten des 1. Mikromeren-Quartetts, zum größten Theile die Gehirnanlage zusammensetzen. Und dem kann ich mich nur anschließen, da, wenn man von den in die Bildung anderer Organe eingehenden Mikromeren 2. und 3. Generation, sowie von den Trochoblasten und intermediären Zellen absieht, überhaupt gar kein anderes Material für die Gehirnanlage übrig bleibt als eben diese Zellen des Kreuzes.

Von dem von Wilson bei *Nereis* (92 pag. 392 und 398) beschriebenen apicalen Wimperschopfe, dessen Cilien von den Zellen der Rosette (*a* 13—*d* 13) gebildet werden, ließ sich bei *Capitella* keine Spur nachweisen, und die Thatsache, dass diese Zellen bei unserer Form schon früh ein degenerirtes Ansehen annehmen, ist, wie schon im Vorhergehenden erwähnt wurde (vergl. pag. 24), eine Bestätigung dafür, dass wir es mit einer nicht mehr zur Ausbildung gelangenden larvalen Anlage zu thun haben.

Wenn man einen Embryo dieses Stadiums von der Bauchseite oder vom Profil aus betrachtet, so erkennt man ohne Weiteres, wie zwischen den beiden Trochanlagen, zu beiden Seiten der Medianlinie die ectodermalen Zellen in dichterer, und zwar reihenförmiger Gruppirung stehen (Fig. 58 und 59); es sind das die Anlagen der Bauchplatten oder der ectodermalen Keimstreife, also jener embryonalen Gebilde, aus deren Material sich weiterhin der Bauchstrang und die Parapodien entwickeln. Schon die (später noch viel deutlichere) reihenförmige Anordnung lässt darauf schließen, dass wir es, wenigstens in einem Theile der Anlage, mit Producten von Teloblasten zu thun haben, und es gelingt denn auch nicht selten, wenigstens Einen solchen jederseits nachzuweisen. Ich habe ihm den Namen Bauchstrang-Teloblast oder Neuroteloblast (*N.T*) gegeben, weil mir aus seiner Lage wahrscheinlich geworden ist, dass von ihm speciell ein Theil des Bauchstrangmaterials geliefert wird. Wir sehen diesen Teloblasten, dessen specielle Abstammung mir dunkel geblieben ist, in Fig. 59 unmittelbar hinter einer der großen Paratroch-Mutterzellen und über dem (bei tiefer Einstellung durch O angedeuteten) Cölomesoblasten. Auf dem in Fig. 60 abgebildeten optischen Schnitte ist das Lageverhältnis noch klarer: tief zwischen Ectoderm und Dotter der Cöloteloblast, darüber vorn der Neuroteloblast und dahinter Paratrochzellen. Die innige Nachbarschaft dieser 3 durch ihre Größe ausgezeichneten Elemente, nämlich der Cöloteloblasten, Neuroteloblasten und Paratroch-Mutterzellen, wirkt anfänglich auf den Beobachter nicht wenig verwirrend. Wenn aber auch somit wenigstens

ein Theil der Bauchplatten-Zellreihen jederseits in einem Teloblasten endigt, so gilt das doch nicht für die Mehrzahl. Ihr Hauptmaterial ist vielmehr entstanden aus den Theilungsproducten der beiden Somatoblasten, also aus der Nachkommenschaft von *X* und von *M*. Und hier liegt, wie schon mehrmals dargelegt wurde (vergl. oben pag. 11, 13, 15, 26, 27 und 39), einer der Hauptdifferenzpunkte zwischen der Entwicklung von *Capitella* und der von *Nereis* nach WILSON's Darstellung (92 pag. 392 und 404), indem letzterer zufolge das Bauchplattenmaterial ausschließlich vom 1. Somatoblasten = *X* geliefert wird, und *M* ganz in der Bildung des Mesoderms aufgeht, wogegen bei *Capitella* nur ein Theil von *M* Mesoderm, und zwar lediglich Larvenmesoderm bildet, *M* selbst dagegen eine lange Reihe von Theilungen eingeht, bis schließlich eine vor den *X* gelegene Zellplatte zu Stande kommt, die jedenfalls einen erheblichen Theil des Bauchplattenmaterials liefert. Es wurde auch an den oben citirten Orten bereits betont, wie in diesem Punkte die Darstellung v. WISTINGHAUSEN's (91 pag. 57), theilweise wenigstens, meinen Befunden näher kommt, indem diesem Autor zufolge *M*, bevor irgend welcher Einschluss erfolgt, mehrere Zellreihen bildet, von denen Eine (die Myoblasten = Mesoderm) eingeschlossen wird, und die übrigen als »untere Urzellen des Rumpfes« sich an dem Aufbaue der Bauchplatten betheiligen. Gerade in Folge dieses Verhaltens von *M* wählte ja auch v. WISTINGHAUSEN den Namen 2. Somatoblast. Von diesem Autor weicht nun meine Darstellung allerdings darin wieder erheblich ab, dass die Anlagen für das definitive Mesoderm, die Cöloteloblasten (Myoblasten v. WISTINGHAUSEN), überhaupt nicht von *M*, sondern von den hinteren Mikromeren des 3. Quartetts, also von *c* 3 und *d* 3, abstammen.

Als einen weiteren Fortschritt des vorliegenden Stadiums ist die Anlage des definitiven Mundes hervorzuheben. Genau an der Stelle, wo sich der Blastoporus geschlossen hatte, und wo die Oesophagoblasten zur Einsenkung gelangt waren, entsteht zunächst eine wenig tief greifende Bucht (Fig. 58 *Md*), und den Rand dieser Bucht sehen wir von einem Kranze eng gestellter, kleiner Zellen besetzt, nämlich von den das Mund- oder Stomaepithel liefernden Stomatoblasten (Fig. 58 *Sta.B*), welche, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, im Begriffe sind, zur Bildung genannten Epithels in die Mundbucht eingestülpt zu werden. In Bezug auf die Abstammung dieser früher unregelmäßig zwischen den im Versinken begriffenen Oesophagoblasten befindlich gewesenen Stomatoblasten

(Fig. 54 *Sta*) müssen vor allen anderen diejenigen Zellen in Betracht kommen, welche den Mikromeren 2. Generation auch in früheren Stadien am nächsten gelegen und zugleich keine andere Verwendung gefunden hatten, und da kann es sich nur um die Mikromeren 3. Generation, resp. ihre Descendenten (abgesehen natürlich von *c* 31 und *d* 31, die, wie erinnerlich, als Cöloteloblasten eingeschlossen wurden), handeln. In Anbetracht des hohen Interesses, welches der Thatsache innewohnt, dass bei *Capitella* das Mundhöhlenepithel von einer besonderen Anlage, und zwar erst dann gebildet wird, nachdem die Anlage von Pharynx und Oesophagus schon als solide Zellenplatte unter das Ectoderm gerückt ist, muss jede andere Angabe, die meine Ansicht, der zufolge Descendenten der Mikromeren des 3. Quartetts die Stomatoblasten liefern, zu stützen vermag, erwünscht erscheinen, und in diesem Sinne bringe ich die folgende bemerkenswerthe Äußerung Wilson's (92 pag. 417) über *Nereis* zum Abdrucke.

»It is an extremely important question, but one well-nigh impossible to decide with certainty, what is the fate of the small cells (the products of *a* 3 and *b* 3) that lie between the stomatoblasts, before their convergence. Do they pass into the pigment plug with the secondary mesoblast-cells, and if so, do they migrate inwards with them to form a part of the mesoblast? Here we have, as I believe, the only possibility in the development of *Nereis* that the mesoblast may arise from the ectoblast in Salensky's and Kleinenberg's sense. Unfortunately I cannot give a definite answer to this question. But after studying a large number of favorable surface-views (in which the history of the cells can be traced much better than in section), it is my belief that they do not pass inwards, for the following reasons: First, some of these cells certainly become wedged in between the large stomodaeal cells as they converge, while others remain as a group of unpigmented cells that lie between the pore and the stomodaeal arc (Figs. 79, 80, which accurately represent the cells as far as they are visible). This group of cells (as shown in Fig. 80) is inclosed by the stomodaeal arc in later stages, and thus still more definitely separated from the pigment-area, and it is certain that if any contribution is made by these cells to the mesoblast, it must be of minimal amount.«

Ich habe kaum nöthig hinzuzufügen, dass meiner Ansicht nach auch bei *Nereis* das Schicksal dieser im Bereiche der Oesophagoblasten (Stomatoblasten Wilson) gelegenen Zellen der 3. Mikromerengeneration das ist, das Mundhöhlenepithel zu bilden,

wesshalb ich ihnen den Namen Stomatoblasten gegeben habe, um so mehr, als von einer Antheilnahme dieser Zellen an der Mesodermbildung (bei *Capitella* wenigstens) gar keine Rede sein kann.

Die noch immer durch ihre bedeutende Größe auffallenden Cölotelobl a s t e n haben, seitdem wir uns zuletzt mit ihnen beschäftigten, also im Verlaufe Eines Tages, zahlreiche weitere Theilungen erfahren, so dass wir jetzt schon auf beiden Seiten vielschichtige rostral gerichtete Zellstränge, die Cölomesoblasten oder die mesodermalen Keimstreifen vor uns haben (Fig. 58*a*, 60 *C.T.r* und *C.T.l*).

Man sieht, wie nun beide Cölomesoblasten hart an das Ectoderm gerückt sind, und dass, insbesondere in dem in Fig. 60 abgebildeten Präparate, wo der betreffende Cölomesoblast in einer Ectoderm-Ausbuchtung liegt (resp. sich hineingedrängt hat) leicht der Anschein entstehen könnte, als ob er ein Product des darüber hinziehenden Ectoderms darstellte — wenn man nämlich seine Herkunft nicht ab ovo verfolgt hätte. Ja sogar auch durch das entsprechende Verhalten wirklicher Schnitte könnte man, ohne die Sache von Anfang an verfolgt zu haben, sich dazu verleiten lassen, eine solche Betheiligung des Ectoderms anzunehmen (Fig. 64—64*b* *C.M.r*).

Die im vorhergehenden Stadium noch regellos im Dotter zerstreut liegenden Pädomesoblastzellen haben nun, wenigstens zum größten Theile, eine unverkennbare Gruppirung erfahren, und zwar sind es insbesondere zwei Organanlagen, die als Mittelpunkte solcher Gruppirung dienen, nämlich die Gehirn- und die Pharynxanlage. Fig. 58*a*, welche einen optischen Schnitt durch Fig. 58 darstellt, zeigt, wie ein Kranz von Pädomesoblastzellen (*P.M.Z*) dem inneren Rande der Scheitelplatte anliegt, und wie außerdem einzelne dieser Zellen sich sogar zwischen die Elemente der Scheitelplatte hineingedrängt haben. Ferner erkennt man hinter diesem Kranze und unter der (im Schnitte nicht getroffenen) Pharynx-Oesophagusanlage eine zweite dichter stehende Gruppe. Es ist von Interesse zu constatiren, dass die so von dem Pädomesoblast bevorzugten Organe zugleich diejenigen sind, welche in der Larve am frühesten ihre Ausbildung erfahren. So besitzt insbesondere das Gehirn (dem die Pädomesoblastzellen offenbar das Material für seine Hülle und Stützsubstanz liefern) schon am 6. Tage, wo die meisten anderen Organe noch in zelliger Anlage verharren, bereits Fasern und innervirt die Augen. Und am gleichen Tage lässt auch der Pharynx (dem die Pädomesoblastzellen larvale, das heißt pro-

visorische Muskeln liefern) bereits eine auffällige Abgeschlossenheit der Organisation erkennen. Diese beiden vorzeitigen Sonderungen sind nun aber für *Capitella* in Anbetracht ihrer Brutpflege eben so bedeutunglos, wie die oben pag. 41 beschriebene Ausbildung eines Urdarmes, indem ja der Embryo erst am 12. Tage ausschlüpft, und dann auch erst der Oesophagus mit Pharynx und Mitteldarm in Communication tritt. Diese vorzeitigen Sonderungen sind aber durchaus verständlich, wenn wir für ausgemacht halten dürfen, dass *Capitella* vor Ausbildung einer Brutpflege frei schwimmende Larven producirte, bei denen es darauf ankam, die Organe zum Aufsuchen, Ergreifen und Verdauen der Nahrung möglichst rasch zur Ausbildung zu bringen; und darüber, dass die Brutpflege unserer Form in der That einen secundären Zustand repräsentirt, kann ja nicht der mindeste Zweifel walten.

Im vorhergehenden Stadium haben sich in unmittelbarer Nachbarschaft der Cölomesoblasten noch Derivate der Pädoteloblasten (Fig. 53*a* *P.T.r* und *P.T.l*) vorgefunden, im vorliegenden ist hiervon keine Spur mehr zu sehen, das heißt sämmtliche Derivate der Pädoteloblasten haben ihre Umwandlung in Pädomesoblastzellen erfahren, und diese zeigen nach wie vor ihr so charakteristisches histologisches Verhalten, welches es unmöglich macht, sie mit irgend einem anderen Element des Embryos zu verwechseln.

Es bleibt schließlich noch des Urdarmes zu gedenken, dessen Zellen sich im Verlaufe dieses Tages bedeutend vermehrt und in Folge dessen auch verkleinert haben. Dabei haben die Kerne ein unregelmäßiges, meist vieleckiges Ansehen angenommen, und ihre Verwandtschaft zu Farbstoffen ist so groß geworden, dass sie in entsprechenden Präparaten (Hämacalcium) meist schwärzlich erscheinen (Fig. 58*a* und Fig. 60 *E.Z*).

Beschränkung des Cilienkleides auf Prototroch, Paratroch und ventrale Wimperrinne = »Neurotrochoid«. Kleinheit der Cilien des provisorischen Trochsystems. Bildung der Mundspalte. Weitere Entwicklung der Stoma- und Pharynx-Oesophagusanlage. Auftreten einer ephemeren Proctodäumanlage. Ihr Ausfall durch die Brutpflege bedingt. Ihre Abstammung von *x*-*x*. Entsprechende Angaben Mead's. Theilungen der Cöloteloblasten. Volumzunahme der Pädomesoblastzellen (Fig. 61—64).

Schon am Ende des 4. Tages schwindet das den Embryo bedeckende Cilienkleid, und es treten nun die Troche in Function.

Die Cilien dieser sind zwar etwas stärker und länger, als diejenigen waren, die bisher auch den übrigen Körper bedeckten; aber im Vergleiche mit den später auftretenden müssen sie doch als winzig bezeichnet werden. Damit steht denn auch im Zusammenhang, dass die Träger dieser späteren kräftigeren Cilien, die so charakteristisch geformten Trochzellen mit ihren glashellen Endplatten von rhombischem Querschnitte (vergl. Fig. 95 und 110) noch gar nicht ausgebildet, dagegen durch wesentlich anders beschaffene Zellen erst angelegt sind. Und dies ist auch der Grund, warum ich die anfänglich fungirenden Proto- und Paratroche als provisorische bezeichnet habe, trotzdem es mir nicht gelungen ist, ihre Umwandlung in, oder richtiger ihre Substitution durch die definitiven Schritt für Schritt zu verfolgen. Fig. 61 (*Pr*) zeigt uns den Prototroch dieses Stadiums von der Bauchseite: es heben sich scharf 2 vordere Reihen kleiner Zellen von einer hinteren Reihe großer ab, und aus Fig. 62 und 63 (*Pa*) geht hervor, dass die definitiven Paratrochzellen trotz ihrer Vermehrung von 6 (vergl. Fig. 59) auf ungefähr 12 zum Theil noch immer riesige Dimensionen besitzen.

Gleichzeitig tritt auch im Bereiche der ventralen Medianlinie, und zwar vom Prototroch, resp. vom Stomodäum bis zum Hinterende, also über den Paratroch hinaus, jener ectodermale, bewimperte Streif auf, welcher von Hatschek (88 pag. 307) zuletzt als »Bauchfurche« oder »ventraler Wimperstreif«, von Salensky (82*a* pag. 361) als »gouttière ciliaire« und von Anderen ähnlich bezeichnet wurde. In Anbetracht nun, dass es sich um eine Bildung handelt, welche bei den Annelidenlarven eben so verbreitet zu sein scheint wie die Troche selbst, um eine Bildung, die mit den Trochen entsteht und vergeht, schlage ich dafür einen in die verschiedenen Sprachen leicht aufzunehmenden Terminus technicus vor, und zwar einen solchen, der nicht nur die Lage, sondern auch die innige Beziehung zum Trochsystem zum Ausdruck zu bringen geeignet ist, nämlich den Namen Neurotrochoid. Seine Cilien sind anfänglich so winzig, dass man geneigt sein könnte, das ganze Gebilde als Rest der allgemeinen Bewimperung zu betrachten; dem steht aber die Thatsache gegenüber, dass sich späterhin auch in der Region des Neurotrochoids viele durch ihre Größe und ihre kräftigeren Cilien ausgezeichnete Zellen nachweisen lassen (Fig. 92 und 105*a* *N.Tr*), so dass nur die Frage entstehen könnte, ob auch hier etwa dem definitiven Stadium ein provisorisches vorausgehe.

Noch am Ende des 4. Tages erfährt auch die Mundspalte und die Mundhöhle (Stoma) ihre Ausbildung. Wir treffen nämlich an Stelle der durch Fig. 58 illustrirten Bucht jetzt eine scharf abgegrenzte Spalte (Fig. 61 *Md*), und die um jene Bucht noch in Form eines unregelmäßigen Kranzes gruppirt gewesenen Stomatoblasten (Fig. 58 *Sta.B*) sind nun der Mundspalte conform zusammengerückt (Fig. 61 *Sta.B*). Wie sehr zugleich diese Stomatoblasten an Größe zugenommen haben und wie lebhafter Vermehrung sie unterliegen, erkennt man aus entsprechenden Querschnitten (Fig. 64 bis 64*c* *Sta.B*). An diesen Querschnitten (Fig. 64—64*c* *Oe.B*) kann man sich auch davon überzeugen, wie unter der Stomaanlage, resp. zwischen ihr und dem Urdarm, die viel weniger regelmäßig angeordneten Zellen der Pharynx-Oesophagusanlage, die Oesophagoblasten, liegen. Selbst an der intacten Larve ließ sich diese Anlage scharf erkennen, wie Fig. 61*a* zeigt, wo die Oesophagoblasten bei tiefer Einstellung und der Mund (ohne die Stomatoblasten) bei hoher gezeichnet wurden.

Schließlich habe ich noch einer am Ende des 4. Tages auftretenden Anlage zu gedenken, die zwar nur von kurzer Dauer, aber gleichwohl dazu geeignet ist, in hohem Maße unser Interesse für sich in Anspruch zu nehmen. Es handelt sich um eine am hinteren Körperpole entstandene, unregelmäßig conische, ectodermale Zellknospe, welche sich fest dem Urdarm anschmiegt (Fig. 63 *Pm*). Das Ectoderm weist zwar da, wo die Knospe aufsitzt, eine deutliche Einbuchtung auf; es gelang mir aber nicht festzustellen, ob eine wirkliche Einstülpung stattgefunden habe. Es kann wohl kaum ein Zweifel darüber bestehen, dass wir in diesem Gebilde, welches sich nicht merklich weiter entwickelt und nach 2 Tagen bereits nicht mehr nachzuweisen ist, die nicht zur Ausbildung gelangende Anlage eines Proctodäums vor uns haben. Wenn man sich daran erinnert, dass auch der Urdarm nur eine vorübergehende Existenz hat, dass erst nach etwa 8 Tagen der definitive Mitteldarm mit dem Oesophagus in Verbindung tritt, und gleichzeitig erst der After durchbricht, dann stellt sich diese ephemere Anlage eines Proctodäums lediglich als ein weiteres Glied jener Modificationen dar, welche dadurch verursacht wurden, dass sich bei *Capitella* an Stelle der freien Entwicklung als typische Trochophora Brutpflege und ein colossaler Dotter ausgebildet haben. In Anbetracht des so späten Auftretens dieser ephemeren Anlage lässt sich über die Abstammung der betreffenden Zellen nur schwer eine Vermuthung äußern. Mead

(94 pag. 471) sagt von *Amphitrite*: »The cells which form the proctodaeum — terminal cells — are descendants of the somatoblast *X*.« Die Abstammung von der *X*-Generation liegt auch für *Capitella* am nächsten, und zwar kommen vor Allem ihrer Lage nach die *x—x* in Betracht; wenn aber Mead im 2. Theil des Citats Wilson für *Nereis* eine mesoblastische Genese des Proctodäums vertreten lässt, so steht dem doch des Letzteren ausdrückliche Angabe (92 pag. 425): »the development of the proctodaeum I have not yet fully investigated (see Salensky)«, gegenüber. Und nach Salensky (82*b* pag. 590 entsteht bei *Nereis* das Proctodäum in Folge einer Ectoderm-Einstülpung.

Die citirte Fig. 63 ist auch in so fern von Interesse, als sie uns den rechten Cöloteloblasten (*C.T.r*) in Theilung und überdies eine der riesigen Zellen der Paratrochanlage so in die Cölomesoblastanlage hinein gedrängt zeigt, dass auch hier wieder (ohne Kenntnis der beiderseitigen heterogenen Abstammung) der Schein entstehen könnte, als ob das Mesoderm nachträglich einen Zuwachs ectodermaler Elemente erhielte.

Endlich sei noch auf die im Dotter zerstreut liegenden Pädomesoblastzellen (Fig. 63 *P.M.Z*) hingewiesen. Es ist auffallend, wie sehr dieselben an Größe zugenommen haben, und da am nächsten Tage ihre Umwandlung in larvale Muskeln etc. erfolgt, so liegt es nahe, diese Volumzunahme mit jener Umwandlung in Zusammenhang stehend zu erachten.

Fünfter Tag (Taf. 5 Fig. 65—71).

Rotiren und Contrahiren der Embryonen. Ihre Gliederung in Prostomium, Soma und Pygidium. Ausbildung der definitiven Troche. Bilaterie der Scheitelplatte. Hervortreten der Bauchplatten und ihrer Zellreihen. Weiterentwicklung des Stomas und Pharynx-Oesophagus. Schwund des Proctodäums. Auflösung des Urdarmepithels und Plasmaansammlungen um dessen frei gewordene Kerne (amöboide Darmzellen). Verflüssigung des Dotters und Eindringen desselben in Zellen verschiedener Organanlagen. Erstreckung der Cölomesoblaste durch das Soma und Fortsatzbildung ihrer Teloblasten. Umwandlung der gesammten Pädomesoblastzellen in larvale Muskulatur etc.

Embryonen, welche am Anfange des 5. Tages der Wohnröhre des Mutterthieres entnommen werden, bewegen sich bereits langsam rotirend, wobei zugleich ihr Leib an den verschiedensten Stellen

ziemlich ausgiebige Contractionen aufweist, welche sich nur langsam wieder auszugleichen pflegen. Und entsprechend dieser seiner Beweglichkeit lässt nun der Embryo auch die für die Trochophora charakteristische Gliederung in 3 Leibesabschnitte erkennen, nämlich in das Prostomium mit der Scheitelplatte, in das Pygidium mit dem ephemeren Proctodäum, und in das von den beiden Trochen begrenzte Soma mit Mund, Darmanlage, Bauchplatten und Neurotrochoid (Fig. 65). Im Vergleich mit solchen Formen, wo die entsprechenden Stadien bereits frei umherschwimmen, fällt hier das geringe Volum des Prostomiums und die relativ bedeutende Ausdehnung des Somas auf: wir haben es eben mit einer durch die Brutpflege, wenn auch noch nicht unterdrückten, so doch bereits stark zurückgebildeten Trochophora zu thun.

Die Troche treten jetzt in Folge ihres kräftigeren Wimperkleides viel schärfer hervor (Fig. 65 *Pr*, *Pa*), und an Schnitten kann man sich auch davon überzeugen, dass es fortan die großen, definitiven Trochzellen sind, welche Cilien aussenden (Fig. 66 *Pr*, *Pa* und Fig. 70 *Pr*). Selbstverständlich haben sich die betreffenden großzelligen Anlagen unter Vermehrung ihrer Elemente vorher ringförmig geschlossen, was sich besonders am Paratroch verfolgen lässt, wenn man Fig. 67 *Pa* mit Fig. 62 *Pa* und Fig. 58 *Pa* vergleicht.

An der Scheitelplatte ist eine mediane Einbuchtung zu erkennen (Fig. 65 *G*), welche allmählich immer tiefer geht und so die Gehirnanlage bilateral gestaltet. Die diese Anlage zusammensetzenden Zellen haben sich bedeutend vermehrt (Fig. 66 *G*).

Die Bauchplatten springen in diesem Stadium schon als unregelmäßige, von der Mund- bis zur Paratrochregion hinziehende Ovale reliefartig vor (Fig. 65). Beide Anlagen sind median ventral durch einen breiten Ectodermstreif von einander getrennt, welcher zum größten Theil von dem Flimmerepithel des Neurotrochoids eingenommen wird. In noch höherem Grade als an den entsprechenden früheren Stadien (Fig. 58 und 59) lässt sich eine reihenförmige Anordnung der diese Bauchplatten zusammensetzenden Zellen erkennen (Fig. 67). Der Neuroteloblast ist noch vorhanden (Fig. 66 *N.T*), und von ihm stammen wahrscheinlich die durch ihre Größe ausgezeichneten mittleren Zellreihen der Fig. 67, welche, wie ich vermuthe, die Ganglienanlagen repräsentiren. Die relativ zahlreichen, in der eben citirten Figur wiedergegebenen Mitosen beweisen übrigens, dass die Hauptmasse der Bauchplattenelemente nach wie vor nicht teloblastisch gebildet wird.

Der von Anfang an dem Soma angehörige Mund wird von einem breiten, ähnlich den Bauchplatten reliefartig sich vorwölbenden Ring umgeben, nämlich von den Zellen des in seiner Entwicklung weiter fortgeschrittenen und insbesondere gegen den Dotter hin zu scharfer Abgrenzung gelangten Stomas (Fig. 68 *b Sta*). Weniger ausgebildet und entfernt noch nicht so selbständig erweist sich die Oesophagus-Anlage (Fig. 68 *a Oe*). Das Proctodäum ist zwar noch vorhanden (Fig. 66 *Pm*), aber nicht mehr so scharf ausgeprägt, und da bei Embryonen des folgenden Tages keine Spur mehr davon nachzuweisen ist, so möchte ich vorgreifend schon hier bemerken, dass mir der Modus seines Schwundes unbekannt geblieben ist.

Als das weitaus bedeutendste Ereignis dieses Entwicklungstages stellt sich aber die Auflösung des Urdarmepithels dar.

Nahezu in der alten Anordnung des Epithels, nur viel unregelmäßiger vertheilt, finden sich lediglich die Kerne, dagegen keine Spur mehr von Zellgrenzen (Fig. 66 *E.K*), und mit dem Schwunde des Urdarmepithels ist auch derjenige der Urdarmhöhle einhergegangen. Die meisten dieser durch ihre überaus unregelmäßige Form und enorme Chromophilität von allen anderen Gewebselementen des Embryos scharf abstechenden Entodermkerne liegen nun nackt im Dotter; einzelne dagegen lassen in ihrem Bereiche vielfach zwischen den Dotterkügelchen verzweigte Protoplasma-Ansammlungen erkennen (Fig. 68, 68 *a*, Fig. 70 und 71 *a E.Z*): es haben sich amöboide Darmzellen gebildet. Wir werden weiterhin sehen, wie, nachdem sich auch im Bereiche der übrigen Kerne ähnliche verzweigte Protoplasmakörper angesammelt haben, die Ausläufer der letzteren unter einander in immer engere Verbindung treten, so dass schließlich die Dotterkügelchen wabenartig von ihnen umschlossen werden.

Gleichzeitig mit dem Schwunde des Urdarmes erleidet auch der Dotter tiefgreifende Veränderungen, indem eine bedeutende Anzahl der früheren, relativ großen Deutoplasmakugeln in kleine und kleinste Kügelchen zerfällt, und diese Kügelchen nun in die embryonalen Gewebszellen einwandern. Besonders in den Anlagen der Epidermis, des Pharynx, Oesophagus und Gehirns lassen sich massenhaft solche Dotterelemente nachweisen (Fig. 68—70). Es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass diese »Dotterverflüssigung« bei der im Vorhergehenden geschilderten Neuanordnung der Entodermzellen, insbesondere bei der Protoplasma-Ansammlung um die nackt gewordenen Kerne, in hervorragender Weise betheiligt ist.

Die Zellstränge der Cölomesoblasten sind, seit wir sie zum

letzten Mal besprochen haben (vergl. pag. 50 und Fig. 58*a*), bedeutend in die Länge gewachsen, so dass sie jetzt, conform den Bauchplatten, schon bis zur Region des Mundes reichen (Fig. 66 *C.M.Z*). Die Cölote loblasten erscheinen nicht mehr rund, sondern birnförmig, und ihre nach hinten gerichtete Spitze läuft in einen Fortsatz aus (Fig. 66 *C.T.r*). Aus dem in Fig. 71 (*C.T.r*) abgebildeten Querschnitte ergiebt sich, dass auch noch nach anderen Richtungen hin solche Fortsätze auswachsen können. Mit dieser Fortsatzbildung geht natürlich dieser Teloblast seiner bisherigen Rolle verlustig, so dass die weitere Vermehrung der von ihm gesprossten Zellen nur auf Theilungen der letzteren beruhen kann. Es ist der Hervorhebung werth, dass dem Vorhergehenden zufolge die Teloblaste des definitiven Mesoblastes zwar die Anlage für letzteren aus sich hervorgehen lassen, selbst aber nicht etwa in dieser Anlage, sondern in der Bildung nur für die Larve in Betracht kommender Fortsätze aufgehen, sich also am Schlusse ihrer eigentlichen Function den Pädomesoblastzellen ähnlich verhalten.

Die Pädomesoblastzellen ihrerseits erfahren an diesem Tage mit einem Schlage ihre Umwandlung in larvale Muskeln, in jene Muskeln, auf deren Anwesenheit die Eingangs dieses Capitels erwähnte Contractilität der Embryonen ausschließlich beruht, indem ja von der definitiven Muskulatur noch keine Spur vorhanden ist. Entsprechend der oben pag. 50 erwähnten Localisation der Pädomesoblastzellen findet sich auch an den gleichen Organen, nämlich im Bereiche des Gehirns und Pharynx, die Hauptmasse dieser larvalen Muskulatur (Fig. 68 und 68*b* *L.M*). Ferner findet sich solche, und zwar durch besondere Länge ihrer Elemente ausgezeichnet, zwischen Ectoderm und Dotter, und von solchen Längsfasern lassen sich zahlreiche Äste sowohl in den Dotter als auch in oder zwischen die Ectodermzellen hinein verfolgen; daher die Möglichkeit der erwähnten partiellen Contractionen (Fig. 69, 70, 71 *L.M*). Endlich trifft man auch mitten im Dotter zerstreut zahlreiche Fortsätze solcher larvalen Muskulatur (Fig. 68*b* und 71). Über die Abstammung letzterer von den Pädomesoblastzellen kann schon aus dem Grunde keinerlei Zweifel obwalten, weil bei einzelnen noch wenig ausgebildeten Muskeln die betreffenden Mutterzellen noch in ihrer so charakteristischen Form erhalten sind.

Sechster Tag (Taf. 5 Fig. 72—75).

Bilaterie der Gehirnanlage vollendet. Faserbildung in derselben. Weiterentwicklung der Bauchplatten. Anordnung ihrer Zellen in Querreihen als Vorläufer der Segmentirung. Erstes Auftreten von larvalen Drüsen. Weiterentwickelung der larvalen Muskulatur.

Die bereits am vorhergehenden Tage eingeleitete Bilaterie der Gehirnanlage ist nun vollkommen durchgeführt (Fig. 72). Die beiden künftigen oberen Schlundganglien zeigen im Querschnitt die charakteristische Hantelform, indem der (ausschließlich aus in der Entwicklung begriffenen Fasern, nämlich den Commissurfasern bestehende) mittlere Theil der ursprünglichen Scheitelplatte gegenüber den seitlichen Theilen eine Verdünnung erfahren hat (Fig. 74 *G*). Sowohl dorsal, als auch ventral wird die Gesammtanlage durch eine Grenzmembran vom darüber und darunter liegenden Dotter geschieden, seitlich hingegen verschmilzt dieselbe noch vollkommen mit dem anstoßenden Ectoderm, und im Bereiche dieser Stelle beginnen sich denn auch, wie das Auftreten röthlichen Pigments andeutet, im Laufe dieses Tages die Augen auszubilden. Im Hinblicke auf die im vorigen Capitel besprochene Dotterverflüssigung sei darauf hingewiesen, wie jetzt mitten zwischen die Zellen der Gehirnanlage Deutoplasmakugeln verschiedener Größe eingedrungen sind (Fig. 74 *G*).

Die Bauchplatten haben sowohl der Länge, als auch der Breite nach bedeutend an Umfang zugenommen; denn sie reichen vom Paratroch bis zum Prototroch und bedecken nahezu die gesammte Bauchfläche des Somas, indem nur ein medianer vom Neurotrochoid eingenommener Streif sie von einander trennt (Fig. 72 *Bn*). Entsprechend diesem ihrem Wachsthume hat sich auch die Zahl der sie zusammensetzenden Zellen bedeutend vermehrt, und, wie die vielen Mitosen der Fig. 73 zeigen, ist diese Vermehrung noch lebhaft weiter im Gange. Diese genau mit der Camera wiedergegebene linke Bauchplatte der Fig. 73 lässt auch erkennen, wie an Stelle der früheren Anordnung der Zellen in Längsreihen nun eine solche in Querreihen getreten ist, und in letzterer Anordnung haben wir die ersten Anzeichen der bereits am nächsten Tage scharf hervortretenden Segmentirung vor uns. In diesem Stadium treten auch im Prostomium und Pygidium bereits einzelne jener colossalen larvalen Drüsen auf, die, wie wir weiterhin sehen werden, eine so

bedeutende Vermehrung erfahren, dass sie an den entsprechenden Stellen alle übrigen Gewebselemente des Embryos verdrängen.

Die aus den Pädomesoblastzellen hervorgegangenen larvalen Muskeln haben im Laufe des Tages bedeutend an Länge und Stärke zugenommen, und nach wie vor beruhen allein auf ihrer Thätigkeit die immer ausgiebiger sich gestaltenden Contractionen der Embryonen. Die nach einem Querschnitte gezeichnete Fig. 75 mag eine Vorstellung von dem Ausbildungsgrade dieser ephemeren Muskulatur geben.

Siebenter Tag (Taf. 6 Fig. 76—89).

Positiver Heliotropismus der Embryonen. Vermehrung der larvalen Drüsen. Entstehung der Augen in ventralen Hervorragungen des Gehirns. Bildung des Schlundringes durch Auswüchse dieser Hervorragungen. Segmentirung der Bauchplatten und Abspaltung der Bauchstrangganglien. Frühe und abweichende Entwickelung des unteren Schlundganglions. Verwachsung der Mesoblaststränge mit dem Gehirne. Segmentirung des Cölomesoblasts conform derjenigen der Bauchplatten. Multiple Somite in der Mund-Kopfregion. Differenzirung der Trochzellen. Ausbildung des Prototroch-Nervensystems. Cilienkleid des Stomas, seine Continuität mit dem des Neurotrochoids. Scheinbare Gliederung der Oesophagusanlage in 3 Taschen. Anastomosiren der Fortsätze der amöboiden Darmzellen und Abkapselung von Dotterportionen. Entstehung der definitiven Darmhöhle. Hohe Ausbildung der larvalen Muskulatur. Ihr Mangel an Nerven. Verhalten gegen Cocain. Continuität der Anlagen von Gehirn, Oesophagus und Bauchplatten.

Die Beweglichkeit und das Contractionsvermögen der Embryonen erweisen sich entsprechend der fortgeschrittenen Ausbildung des Trochsystems sowie der larvalen Muskulatur bedeutend gesteigert. Während ferner bis zu diesem Tage die frei präparirten Embryonen regellos hin und her zu schwimmen pflegten, verfolgen sie von nun ab stets die Richtung zum Lichte hin, das heißt sie sind (gleichzeitig mit der Ausbildung der Augen) positiv heliotropisch geworden, und dieser Tropismus erhält sich annähernd bis zum Schwunde des Trochsystems.

Überaus bezeichnend für dieses Stadium ist das Auftreten einer großen Anzahl sehr voluminöser Drüsen, und zwar vorwiegend im Ectoderm des Prostomiums und Pygidiums, wogegen im Soma nur vereinzelte angetroffen werden (Fig. 77 *Dr*).

Am Gehirne haben sich zwei ventrale Hügel gebildet, und innerhalb dieser liegen, in Form zweier großer heller Blasen mit

centralen Pigmenthaufen, die Augen (Fig. 77, 78 und 81). An einzelnen Embryonen sah ich von jeder dieser Blasen einen nach dem Ectoderm hin gerichteten hellen, canalartigen Fortsatz ausgehen, und dieser Befund scheint mir dafür zu sprechen, dass den Anlagen der Sehorgane Ectoderm-Einstülpungen zu Grunde liegen. Jedenfalls kommt diesem fraglichen Strange oder Canale nur eine sehr vorübergehende Existenz zu, indem mir sein Nachweis in fixen Präparaten überhaupt nicht gelang, und diejenigen Fälle, wo er an frischen sich einigermaßen deutlich darstellte, nur selten waren. Mit der Structur dieser embryonalen Augen wird sich unser nächstes Capitel zu beschäftigen haben.

Aus denselben ventralen Hügeln, in deren Bereiche sich die Augenblasen eingesenkt haben, sind im Laufe dieses Tages als Fortsetzungen der Gehirncommissur (Fig. 78) zwei faserige, nach hinten der Oesophagusanlage oder dem künftigen unteren Schlundganglion zu gerichtet verlaufende Stränge ausgewachsen, nämlich die Commissuren des Schlundringes (Fig. 79 *S.R*). Nur die besten, nach Art von Schnitten durchsichtig gemachten Präparate ganzer Embryonen lassen bei oberflächlicher Einstellung auf die Bauchseite diese zarten Anfänge des künftigen Schlundringes erkennen; jeder Versuch, sie in diesen ersten Stadien an Schnitten nachzuweisen, schlug fehl. Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass zur Zeit, wo diese Commissuren aus dem Gehirne auswachsen, die Bauchstrangganglien noch als rein zellige Portionen der durch das Neurotrochoid von einander getrennten Bauchplatten erscheinen, ausgenommen das erste dieser Ganglien, nämlich das untere Schlundganglion, welches, wie wir sehen werden, bereits eine höhere Differenzirung aufweist.

Die am vorhergehenden Tage lediglich durch die Zellenmosaik angedeutete Segmentirung der in immer schärferem Relief vorspringenden Bauchplatten kommt nun durch deutliche Grenzlinien zum Ausdruck. Es pflegen, abgesehen von der terminalen proliferirenden Sprossungszone, 7 oder 8 Segmente scharf hervorzutreten, und zwar nimmt der Grad ihrer Ausbildung von hinten nach vorn stetig zu (Fig. 76, 78, 79, 80 *Bn*). An entsprechenden Querschnitten lässt sich erkennen, dass von den medialen Partien der Bauchplatten jederseits schon rundliche Portionen in der Abschnürung begriffen sind (Fig. 82 *B.G*), nämlich die Anlagen der künftigen Bauchstranggang lien. Auch diese am folgenden Tage erst äußerlich sich manifestirende Sonderung schreitet von vorn nach hinten fort, so dass, wenn vorn bereits deutlich durch Grenzlinien gesonderte Portionen

erkennbar sind, hinten erst die dichtere Gruppirung der Zellen solche Sonderung andeutet (Fig. 82 *B.G* und Fig. 83 *Bn*). Aus dem bisherigen Verlaufe der Entwicklung der Bauchplatten ergiebt sich, dass die Genese des Bauchstranges einen exquisiten Fall von Concreseenz darstellt. Nur das erste Ganglion, nämlich das untere Schlundganglion oder Subösophagealganglion, welches an derjenigen Stelle gebildet wird, wo hinter dem Munde die Bauchplatten mit der Pharynx-Oesophagusanlage zusammenstoßen (Fig. 76 *U.G*), verhält sich in dieser Beziehung abweichend, indem es, wie Querschnitte durch jene Region darthun, schon jetzt, wo noch alle übrigen Ganglienanlagen durch einen breiten Ectodermstreif, nämlich durch das Neurotrochoid von einander geschieden sind, eine einheitliche Bildung darstellt, in deren centraler Portion sich sogar schon Fasern zu bilden beginnen (Fig. 85 *U.G*). In Anbetracht der hohen morphologischen Bedeutung, die ich diesem 1. Ganglion als Homologon des Subösophagealganglions der Rotatorien etc. und als Ausgangspunkt für die Entwicklung des gegliederten Bauchstranges beilege (vergl. 2. Theil. I. Das Ectoderm, 5. Das Nervensystem, Schlundring etc.), wäre es sehr erwünscht gewesen festzustellen, ob es ursprünglich ebenfalls getrennten (bilateralen) Anlagen seine Entstehung verdankt, Anlagen, die nur früher als die folgenden in der Mittellinie zur Verwachsung gelangt sind, oder ob es in der That, wie es den Anschein hat, von Anfang an als unpaare Anlage sich in situ abspaltet. Meine Präparate haben leider nicht dazu ausgereicht, diese Frage zur Entscheidung zu bringen.

Die Cölomesoblast-Stränge, welche bei 5tägigen Embryonen bis zur Mundregion vorgedrungen waren (vergl. pag. 57), reichen jetzt bis zum Gehirne, mit dem ihre Vorderenden jederseits zur Verwachsung gelangt sind. Vorgreifend sei erwähnt, dass aus den betreffenden distalen Cölomesoblast-Portionen weiterhin die cerebro-parietalen Muskeln des Wurmes hervorgehen (vergl. Fig. 118 *M.cp*). Gleichzeitig mit der Segmentirung der Bauchplatten erfolgt auch diejenige des Cölomesoblasts, und abgesehen vom Bereiche des Mundsegments ist diese Segmentirung gleichartig, das heißt vom 2. Somasegment ab entspricht einem jeden solchen auch ein Somit. Anders im Bereiche des Mundsegments; denn da treffen wir ein Multiplum, und zwar bald 3, bald 4 Somite, je nach Individuen, ja je nach der Körperseite schwankend (Fig. 78 und 79 *Sn*). Es zerfällt also, wenn wir von den beiderseitigen Sprossungszonen (*S.Z*) absehen, in diesem Stadium der ectodermale Keimstreif in 7 oder 8,

der mesodermale dagegen in 9 oder 10 Segmente, und von dieser Incongruenz sei, wiederholt der weiteren Darstellung vorgreifend, erwähnt, dass, wie das vorderste mit dem Gehirn verschmolzene Somit jederseits das Material für den cerebro-parietalen Muskel, so weitaus der größte Theil der übrigen multiplen Somite des Mundsegments das Material für die im fertigen Thiere so mächtige Rüsselmuskulatur liefert (vergl. Fig. 118 *R.R*). Ich sage der größte Theil, weil in den der Medianlinie zunächst gelegenen Partien auch dieser multiplen Somite, ähnlich wie in den nachfolgenden, Cölomhöhlen entstehen, deren Wandungen die Somatopleura und Splanchnopleura des Mundsegmentes und des postcerebralen Kopfabschnittes zu liefern berufen sind. Fig. 85, welche ein Stück eines Querschnittes durch die hintere Region des Mundsegments darstellt, zeigt uns dies Verhalten, indem der basale Theil des Somits (*Sn*) eine von 2 regelmäßigen Zellenlagen begrenzte Höhle aufweist, der dorsale Theil dagegen (die weiterhin zur Abspaltung gelangenden Anlagen der Rüsselmuskulatur) solid ist. Einen wie großen Theil des Leibesumfanges im vorderen Theile des Somas die Somite bereits umspannen, lassen Fig. 84 *Sn*, ein mitten durch das Mundsegment, und Fig. 82 *Sn*, ein etwas weiter hinten geführter Querschnitt, erkennen. Ähnlich den Bauchplatten nehmen auch die Somite von vorn nach hinten im Grade ihrer Ausbildung stetig ab, bis sie schließlich in der Sprossungszone nur noch als embryonale Zellhaufen erscheinen (Fig. 83 *C.M.Z*).

Schon hier möchte ich die Aufmerksamkeit auf einzelne vor der Oesophagusanlage und insbesondere im Bereiche des Gehirns auftretende Blastocölräume lenken (Fig. 80 und 86 *Bl*), weil, wie aus der späteren Darstellung sich ergeben wird, Vieles dafür spricht, dass der dem Prostomium (Kopflappen) des ausgewachsenen Thieres zugehörige Abschnitt der Leibeshöhle keinen Cölom-, sondern einen Blastocölraum repräsentirt.

Die Zellen des Proto- und Paratrochs sind jetzt mit viel kräftigeren Wimpern ausgerüstet, und dementsprechend haben sich auch die Zellen selbst zu differenziren begonnen; sie zerfallen nämlich in einen vorderen glashellen, die Wimpern tragenden, und in einen hinteren, den Kern bergenden Theil (Fig. 86 *Pr* und Fig. 87 *Pa*). Gleichzeitig gelangt auch das Prototroch-Nervensystem zur Anlage, und zwar der Trochnerv als sehr blasser, nahezu homogen erscheinender, unmittelbar unter der Cuticula vor den Trochzellen gelegener Ring, in dem sich vorerst nur schwer eine Faserung erkennen lässt, und die Trochganglien als eine Reihe durch ihre großen

Kerne ausgezeichneter, zwischen Nerv und Gehirn liegender Zellen (Fig. 81 *Pr.N* und *Pr.G*). Weder über die Abstammung der den Nerven, noch der die Ganglien bildenden Embryonalzellen vermag ich Angaben zu machen. Am Paratroch war keine Spur eines solchen Nervensystems wahrzunehmen, was ja auch mit den Erfahrungen anderer Autoren übereinstimmt. Der vom Neurotrochoid eingenommene mediane Streif zwischen den Bauchplatten sticht zwar von letzteren durch sein helleres Aussehen ab; aber die betreffenden Zellen bieten entfernt keine so charakteristischen Formen dar, wie diejenigen der Troche; auch die Cilien erscheinen nach wie vor sehr zart und erhalten sich daher nur selten in den Präparaten (Fig. 82 und 83 *N.Tr*).

Das Stomaepithel ist nun mit einem lebhaft thätigen Cilienkleide bedeckt, welches sich continuirlich in dasjenige des Neurotrochoids fortsetzt (Fig. 84 *Sta*). Diese Continuität scheint mir sehr zu Gunsten der von Claparède und Hatschek (78 pag. 83) vertretenen Ansicht zu sprechen, der zufolge das Neurotrochoid (nebst der adoralen Wimperzone) im Dienste der Nahrungsaufnahme der damit ausgerüsteten Larven stehe.

Durchgreifende Wandlungen hat, seitdem wir sie zum letzten Mal in Betracht zogen (vergl. oben pag. 53 und 56), die Oesophagusanlage erfahren. Die ursprünglich einheitliche aus den Oesophagoblasten hervorgegangene Zellenplatte stellt sich nämlich jetzt als in 3 von einander unabhängige Taschen differenzirt dar, von denen die linke mit dem Stoma communicirt, die mittlere und rechte dagegen sowohl gegen das Stoma, als auch gegen die Mitteldarmhöhle hin geschlossen erscheinen (Fig. 78, 80 und 84 *Oe*). Aus dem Studium lückenloser Schnittserien ergab sich, dass der Schein, als ob hier 3 von einander unabhängige Taschen vorhanden wären, ein trügerischer ist; denn wir haben es in Wahrheit nach wie vor mit einer Anlage zu thun, deren in der Bildung begriffene Hohlräume unter einander communiciren; die Taschen bilden in Wahrheit einen gefalteten Schlauch. Die eine der scheinbaren Seitentaschen stellt, wie gesagt, bereits die Verbindung mit dem Stoma her, und die mittlere Scheintasche ist berufen, späterhin diejenige mit der definitiven Darmhöhle zu vermitteln.

Als wir die Entodermzellen zum letzten Mal ins Auge fassten, nämlich nach Auflösung des Urdarmes und eingetretener Dotterverflüssigung (vergl. oben pag. 56), da hatten sich um einzelne der frei im Dotter vertheilten Kerne verzweigte Protoplasma-Ansamm-

lungen gebildet. Letztere haben nun seitdem an Zahl und Größe derart zugenommen, dass nur noch vereinzelte nackte Kerne angetroffen werden. Zugleich sind zwischen den Ausläufern dieser amöboiden Zellen die vielfachsten Anastomosen eingetreten, so dass jetzt die für den Aufbau des künftigen Mitteldarmepithels bestimmten Entodermzellen eine Art von Gerüstwerk bilden, durch welches Dotterportionen in allerdings unvollkommener Weise abgekapselt werden (Fig. 78, 83, 84 *E.Z*). Auch die Kerne haben größtentheils eine Modificaton erlitten, indem sie nicht mehr unregelmäßig vieleckig, sondern rundlich und entfernt nicht mehr so chromophil erscheinen. Die Thatsache, dass mir solche Kerne im Zustande der Mitose begegnet sind lässt vermuthen, dass diese Metamorphose mit einer (und zwar letzten) Theilung einhergeht (Fig. 89 *E.Z*). Als auffallende Erscheinung ist zu erwähnen, dass diejenigen Ausläufer der amöboiden Darmzellen, welche an die Körperwand stoßen, sich dieser so fest anschmiegen, dass sie wie damit verwachsen erscheinen. So stellen sich die in Fig. 88 abgebildeten Ausläufer der *E.Z* als mit dem den Dotter und das Ectoderm von einander trennenden Larvenmuskel *L.M* innig verbunden dar.

In diesem Stadium treffen wir auch wieder die Anfänge einer Darmhöhle, und zwar die, aus der das definitive Lumen des Darmcanals hervorgeht. Diese Höhle ist zunächst ein durchaus nackter, central den Dotter im Bereiche des Somas durchziehender Spalt (Fig. 82—84 *D.H*).

Die in Folge der Dotterverflüssigung in die meisten Gewebe des Embryos eingedrungenen Dotterkügelchen sind noch zum größten Theil unverändert vorhanden. Dass von der Proctodäum-Anlage in diesem Stadium keine Spur mehr wahrzunehmen ist, wurde bereits im vorigen Capitel vorgreifend erwähnt.

Die Larvenmuskeln haben nun einen so hohen Grad der Ausbildung erlangt, dass einzelne den Embryo fast der ganzen Länge nach durchziehen. Die Hauptmasse derselben verläuft zwischen Dotter und Ectoderm in Form von Längs- und Ringfasern, und diese eine Art von larvalem Hautmuskelschlauche darstellenden Hauptfasern entsenden zahlreiche Äste in das Ectoderm, in den Dotter, sowie zu den Organanlagen (Fig. 80, 83, 87, 88 *L.M*). Außerdem sind die bereits in der Bildung fortgeschrittenen Organe, wie Pharynx, Oesophagus und Gehirn, mit selbständiger larvaler Muskulatur ausgerüstet (Fig. 80—82 und 86 *L.M*). Von besonderem Interesse ist die im Bereiche des Gehirns (Fig. 81 und 86 *L.M*), weil viel dafür spricht, dass

so wie die betreffenden Blastocölräume (vergl. pag. 62 und 80), auch die zugehörigen larvalen Muskeln, und zwar als einzige der definitiven Organisation einverleibt werden. Es ist mir nicht gelungen, im Bereiche dieser larvalen Muskeln irgend welche Nerven oder Ganglien nachzuweisen, und im Zusammenhange mit diesem Factum dürfte es in physiologischer Beziehung nicht ohne Interesse sein, darauf hinzuweisen, dass die Embryonen bis zum 9. oder 10. Entwicklungstage sich gegen Cocain durchaus unempfindlich erweisen, dass dagegen vom genannten Tage ab, wo der Bauchstrang sowie die definitive Muskulatur gebildet sind, das Cocain die unten pag. 91 näher beschriebene Wirkung ausübt.

Schließlich sei bereits hier auf die für das Verständnis gewisser Organisationsverhältnisse (wie z. B. für die Versorgung der Rüsselmuskeln mit Ganglienzellen, also die Genese des Schlundnervensystems) so belangreiche Continuität der Organanlagen hingewiesen. Schon an Oberflächenbildern ganzer Embryonen fällt es auf, dass die Bauchplatten continuirlich in die Anlagen des Pharynx-Oesophagus und des unteren Schlundganglions, und diese wieder in diejenige des Gehirns übergehen, daher das charakteristische auf der Bauchseite der Embryonen hervortretende Reliefbild (Fig. 76 *G*, *Md*, *U.G*, *Bn*). Dass aber dieser Zusammenhang (und wir werden sehen, wie auch der Cölomesoblast daran participirt) nicht etwa nur scheinbar ist, geht aus entsprechenden Schnitten, wie Fig. 80, hervor, wo die Bauchplatten und die Oesophagusanlage durch eine Zellbrücke verbunden erscheinen. Weiterhin wird übrigens dieses Verhalten durch noch viel auffälligere Bilder zur Demonstration gelangen (vergl. unten pag. 69 Fig. 100).

Achter Tag (Taf. 7 Fig. 90—95).

Definitive Zahl und Structur der Trochzellen. Fortschreitende Concrescenz und Segmentirung der Bauchplatten. Abgliederung der Bauchstrangganglien. Weitere Segmentirung des Cölomesoblasts. Spaltung der multiplen Somite des Kopf-Mundsegments zur Bildung der Cerebroparietal- und der Rüsselmuskulatur. Bildung der Cölomhöhlen im vorderen Somagebiet. Verschmelzung zwischen Darm- und Mesodermzellen. Secundäre Natur der visceralen Epithelmuskelzellen. Structur der Augen. Anlage einer Retina. Wimperorgannerv?

Die in Freiheit gesetzten Embryonen dieses Stadiums zeigen eine sehr gesteigerte Beweglichkeit, und dem entspricht es auch, dass

nun die den Prototroch und den Paratroch zusammensetzenden Zellen ihre endgültige Zahl und Structur erlangt haben. Ganz im Gegensatze zu den meisten anderen bisher beschriebenen Annelidentrochen vermehren sich nämlich die ursprünglich sowohl den Proto- als auch den Paratroch zusammensetzenden Zellen beträchtlich, so dass es auch nicht einmal vermuthungsweise möglich wäre, ihre Zahl zu bestimmen. Die die Cilien tragenden distalen Partien dieser Zellen stellen jetzt überaus regelmäßig geformte, homogene Prismen von rhombischem Querschnitte dar, welche den anscheinend nackten Kernen aufsitzen; letztere gehen in verzweigte Ausläufer über, die ihrerseits sich in einem dem Troche conform verlaufenden Larvenmuskel verlieren (Fig. 95). Prototroch und Paratroch weisen in diesem Stadium eine ganz identische Structur auf, nur mit der Einschränkung, dass dem letzteren das oben pag. 62 vom Paratroch beschriebene Nervensystem abgeht.

Die Concrescenz der Bauchplatten ist so weit fortgeschritten, dass der sie trennende mediane, bewimperte Ectodermstreif, das Neurotrochoid, auf eine ganz schmale Zone reducirt ist (Fig. 90). Die Cilien des letzteren haben eine viel größere Widerstandsfähigkeit erreicht, so dass sie von jetzt ab auch an fixen Präparaten kenntlich bleiben (Fig. 92 *N.Tr*). An Stelle von 7—8 Segmenten sind (abgesehen von den Sprossungszonen) deren 9—10 getreten, und die im vorigen Stadium erst angedeuteten Ganglien haben sich derart ausgebildet, dass sie, abgesehen vom letzten Segmente, auch äußerlich als hellere mediale Partien sich vom übrigen Theil der Segmente scharf abheben (Fig. 90 und 92 *B.G*).

Auch in diesem Stadium erweist sich der Cölomesoblast dem größten Theil des Somas entlang den Bauchplatten conform segmentirt; in der Sprossungszone dagegen und im Bereiche des Mundsegments treffen wir je 4 überzählige Segmente, so dass also der Cölomesoblast ungefähr 17 Segmente gegenüber den 10 der Bauchplatte zeigt (Fig. 91 *Sn*). Ein Theil der multiplen Somite des Mundsegments, aus deren dorsalen Abschnitten, wie schon oben vorgreifend erwähnt wurde, die cerebroparietalen Muskeln und die Rüsselmuskeln hervorgehen, lassen eine sehr auffallende Erscheinung erkennen: sie haben nämlich eine Spaltung erfahren, und zwar eine Spaltung, die nicht zusammenfällt mit der normalen Somithöhlen- oder Cölombildung, sondern mit der Rüsselmuskelbildung (Fig. 91). In den vordersten Somiten des Somas haben sich Cölomhöhlen ausgebildet, in den hinteren dagegen noch nicht

(Fig. 92 *Su*). Ich habe schon oben pag. 64 erwähnt, wie die verzweigten Fortsätze der Entodermzellen die Tendenz haben, mit anstoßenden Zellen anderer Gewebe zu verschmelzen. Was dort insbesondere für das Ectoderm hervorgehoben wurde, macht sich nun auch gegenüber dem Mesoderm geltend. Wir sehen nämlich an Fig. 92, wie Ausläufer benachbarter Entodermzellen mit der inneren Zellenlage des noch soliden Somits (also derjenigen, welche die künftige Splanchnopleura zu bilden bestimmt ist) aufs innigste verschmolzen sind. Diese Verschmelzung von Darm- und Mesodermzellen ist geeignet, auf ein von mir (87 pag. 432) beschriebenes Verhalten erwachsener Capitelliden ein neues Licht zu werfen. Ich hatte nämlich bei *Notomastus* und *Capitella*, besonders deutlich aber bei *Dasybranchus* (87 pag. 173), die Darmmuskeln und die Darmzellen in innigem Zusammenhange stehend gefunden und daraus den Schluss gezogen, dass wir es möglicher Weise mit »Epithelmuskelzellen« zu thun hätten. Da nun embryologisch nachgewiesen ist, dass das Entoderm- und Mesodermgewebe durchaus unabhängig von einander angelegt werden, und die Verbindung zwischen Darmzellen und Splanchnopleura erst secundär zu Stande kommt, so ziehe ich selbstverständlich jene Vermuthung, dass hier ein Fall von Epithelmuskelbildung vorliegen könnte, als unbegründet zurück.

Gelungene Schnitte durch das Gehirn zeigen, dass wir es in den schon im vorigen Capitel erwähnten Augenblasen mit einem ursprünglich mehrzelligen Gebilde zu thun haben (Fig. 93 und 94 *A*). Die in Fig. 94 abgebildete, von einem Kranze von Gehirnzellen umgebene Blase lässt nämlich außer der centralen, von einem Pigmentmantel bedeckten Linse zwei Kerne erkennen, die allerdings in Rückbildung begriffen zu sein scheinen. Vergleichen wir dieses embryonale Auge mit dem des erwachsenen Thieres (Eisig 87 pag. 494—496), so lässt sich unschwer folgern, dass die ganze Augenblase zu dem wird, was ich an citirtem Orte als »lichtbrechende Zelle« bezeichnet habe. Noch fehlt die später durch die (zu dieser Zeit überhaupt noch nicht zur Differenzirung gelangten) Hautfadenzellen zu Stande kommende Verbindung mit der Cuticula, sowie auch die später durch Nervenfasern vermittelte Verbindung mit differenzirten Ganglienzellen. Umgekehrt aber ehlt dem erwachsenen Auge die im Embryo und noch mehr bei der Larve (vergl. Fig. 108) zu so hoher Ausbildung gelangende Linse, was wohl damit zusammenhängt, dass das fertige Thier nicht mehr umherschwimmt, sondern im Sande oder Schlamme vergraben lebt.

Wenn man unsere Fig. 94 mit KLEINENBERG's (86 Taf. 16) Fig. 86, einem Querschnitte durch ein *Phyllodoce*-Larvenauge, vergleicht, so muss die große Übereinstimmung auffallen. Insbesondere in dem an das Gehirn grenzenden Zellenkranze. Nach KLEINENBERG ist dieser Kranz die Anlage der Retina. Bei *Capitella*, wo sich das Auge so früh rückbildet, kommt es überhaupt zu keiner Retinabildung; aber der erwähnte Zellenkranz scheint mir dafür zu sprechen, dass dies früher der Fall war, dass mit anderen Worten die Retinaanlage recapitulirt wird.

Noch möchte ich eines Fortsatzes gedenken, der vom Gehirn ausgeht und unmittelbar vor dem Prototroch mit der Haut in Verbindung tritt (Fig. 91 *Nr*?). Da dies die Stelle ist, wo bei der Larve die Wimperorgane als Ectodermeinstülpungen zur Anlage gelangen, so könnte man in diesem Fortsatze den künftigen Nerven dieses Organs vermuthen (vergl. unten pag. 82).

Neunter und zehnter Tag (Taf. 8 Fig. 96—101).

Concrescenz der Bauchplatten vollendet. Faserbildung im Bauchstrange. Seine partielle Ablösung vom Ectoderm. Anlage der Neuroglia in Form eines Systems von Zellen und Platten. Ihre Abstammung von den Pädomesoblastzellen. Anlage der Chätopodien. Entwicklung der Cölomhöhle und der Dissepimente. Multiple Somite und Rüsselmuskeln. Entwicklung der Stammesmuskulatur. Cocainwirkung. Fortschritte des Darmtractus. Präoraler Darmast. Splanchnopleura. Vorübergehende Dotterfärbung. Volumzunahme der larvalen Drüsen.

Die in der ventralen Medianlinie angebahnte Concrescenz der Bauchplatten ist nun vollendet, so dass der mediane bewimperte Ectodermstreif, das Neurotrochoid, auf ein Minimum reducirt erscheint. Gleichzeitig hiermit erfolgt die Consolidirung des Bauchstranges, der nun aus 12 deutlichen Ganglien und einem starken medialen Nervenfaserstrange besteht. Die Ganglien stoßen alle mit breiten Flächen an einander, das heißt die Connectivbildung hat noch nicht begonnen. An den ersten 8 Ganglien ist die Abschnürung vom Ectoderm bereits angebahnt, an den hinteren 4 dagegen lässt sich noch keine derartige Scheidung wahrnehmen (Fig. 96 und 97 *B.G* und *E*).

An Längs- und Querschnitten von Embryonen dieses Stadiums kommt im Bereiche des Bauchstranges (und des Gehirns) eine sehr auffallende Bildung zum Vorschein. Betrachten wir zunächst einen

verticalen (etwas schief zur Medianlinie geführten) Längsschnitt (Fig. 98), so stellt sich das fragliche Gebilde als ein an der dorsalen Grenze des Bauchstrangfaserbündels (*B.F*) vom Pygidium bis zur Region des Gehirns hinziehender Strang (*N.G*) dar, welcher sich unmittelbar vor dem Prototroch (*Pr*) derart gabelt, dass ein ventraler Ast zwischen Gehirn und Ectoderm verläuft, und ein dorsaler dem Schlundringe entlang in die Gehirnsubstanz eindringt; außerdem sehen wir von diesem Strange, so lange als er einfach über dem Bauchstrangfaserbündel hinzieht, stellenweise ventral in dieses Bündel gerichtete Fortsätze abgehen. In Wahrheit haben wir es nun aber, wie aus Querschnitten (Fig. 100—100*f*, *N.G*) hervorgeht, nicht etwa mit einem Strange, sondern mit dem verticalen Längsschnitte einer dorsal annähernd horizontal durch die Fasersubstanz verlaufenden Platte zu thun, welche medial dorsal sich canalartig ausbuchtet und ventral medial in 2—3 sagittal gerichtete Platten übergeht, welche stellenweise noch weitere Spaltungen in feine zwischen den Nervenfasern verlaufende Lamellen erfahren können. Die erwähnten ventral gerichteten Fortsätze der Fig. 98 entsprechen, wie aus frontalen, in einiger Tiefe durch den Bauchstrang geführten Längsschnitten hervorgeht (Fig. 101 *N.G*), einer Reihe von Querplatten, welche segmentweise von der horizontalen Hauptplatte abgehen. In Fig. 99, welche einen mehr durch die dorsale Grenzfläche des Bauchstranges geführten horizontalen Längsschnitt wiedergiebt, sind diese segmentalen Querplatten wenigstens im vorderen Theile ebenfalls wahrzunehmen. Außerdem wurde hier die horizontale Platte an 2 Punkten angeschnitten (vergl. Skizze, Tafelerklärung), so dass auch hier der Schein entsteht, als ob es sich um 2 Stränge handele, die in der Mundregion umbiegen, um in den Schlundring sich fortzusetzen. Zu diesem horizontal, sagittal und quer im faserigen Theil des Bauchstranges verlaufenden Plattensysteme gesellt sich nun noch ein System von Zellen, welches am besten an Querschnitten zur Ansicht gelangt. Als Ausgangspunkt dieses Zellensystems verweise ich auf einen in Fig. 100 abgebildeten Schnitt, welcher gerade durch die Region geführt ist, wo Mitteldarm, Oesophagus und unteres Schlundganglion noch in breitem zelligem Zusammenhange stehen. Es fallen da sofort 3 große, helle Zellen (*N.G*) mit winzigen Kernen in die Augen, von denen die oberste in der mittleren Oesophagustasche, die mittlere zwischen dieser Tasche und dem Ganglienzellenbelag des unteren Schlundganglions und die untere zwischen diesem Belag und der Fasersubstanz des genannten Ganglions ihre Lage hat. Im darauf-

folgenden Schnitte (Fig. 100*a*), wo Oesophagus und Bauchstrang linkerseits bereits von einander getrennt sind, kommt eine birnförmige Zelle zum Vorschein, deren Ausläufer in die horizontale Platte übergeht. Im nächstfolgenden (Fig. 100*b*), wo der Mitteldarm beginnt, sehen wir eine ähnliche, mit ihrem Ausläufer zur horizontalen Platte hin verlaufende Zelle nebst einer kleineren, rundlichen. Die 3 folgenden Schnitte der Serie lassen keine solche dorsalen Zellen erkennen, dagegen treten in einem derselben (Fig. 100*d*) mehrere zum Theil im Bereiche der vertical medianen Platten gelegene Kerne auf, von denen ich vermuthe, dass sie ebenfalls zu dem uns beschäftigenden Zellensysteme gehören. Im letzten, durch die Paratrochregion geführten Schnitte der Serie endlich (Fig. 100*f*), wo, eben so wie im vorhergehenden (Fig. 100*e*), Bauchstrang und Mitteldarm noch nicht von einander zur Abgrenzung gelangt sind, treten nochmals 2 große birnförmige Zellen auf, deren Körper aber im Gegensatze zu den vorhergehenden im Faserstrange gelegen sind, und deren Fortsätze in Folge dessen dorsal (zur horizontalen Platte hin) verlaufen.

Was hat nun dieses Zellen- und Plattensystem für eine Bedeutung? Ich glaube, es kann nach dem Vorhergehenden für Niemand zweifelhaft sein, dass wir es mit der Anlage der Stützsubstanz des Nervensystems, also mit der Neuroglia zu thun haben, und in Anbetracht, dass gerade über den Ursprung dieser Substanz bei den höheren Thieren die Ansichten so widersprechend sich einander gegenüberstehen, wäre ein Nachweis der Abstammung unseres Zellensystems (von dem ja offenbar das Platten- und Fasersystem selbst seinen Ursprung nimmt) von hohem Interesse. Ich kann in dieser Hinsicht zwar keine bestimmten Angaben, wohl aber solche machen, die einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit für sich in Anspruch nehmen dürfen. Diejenigen Zellen nämlich, von welchen das caudad gerichtete System seinen Ausgangspunkt nimmt (rostrad habe ich die Zellen nicht verfolgen können), weichen so sehr von denjenigen der übrigen (dort verschmolzenen) Anlagen, insbesondere auch von den Ganglienzellen des unteren Schlundganglions ab (Fig. 100 *N.G*), dass eine Abstammung von diesen ausgeschlossen scheint. Dagegen stimmen dieselben in ihrem ganzen Habitus (homogenes, helles Plasma und auffallend kleine, sehr chromophile Kerne) gut mit den Pädomesoblastzellen überein, und wenn man sich nun andererseits auch noch des Factums erinnert, dass am 4. Tage der Entwicklung von diesen bis dahin im Dotter zerstreut gelegenen Zellen einzelne zwischen den Elementen der Gehirnanlage nach-

gewiesen werden konnten (vergl. Fig. 58*a* und pag. 50), so drängt sich der Schluss, dass die Neuroglia vom Pädomesoblasten abstamme, geradezu von selbst auf.

Im vorliegenden Stadium kommen auch die Anlagen der Chätopodien in Form einer jederseits neben dem Bauchstrange gelegenen Reihe von Zellen zum Vorschein (Fig. 96 *Pd*). Es sind 8 solcher Zellen jederseits vorhanden (die erste im Mundsegment gelegene war nicht wahrzunehmen).

Im Cölomesoblast hat die Bildung der Somite bedeutende Fortschritte gemacht, so dass die künftigen Dissepimente, sowie die Cölomhöhlen bereits deutlich zum Ausdruck gelangen (Fig. 98 und 99 *De*). Auch ist, wie Querschnitte darthun (Fig. 100 und 100*f*), die Concrescenz der beiderseitigen Anlagen dorsal median erfolgt, wogegen ventral einer solchen Vereinigung die noch andauernde Verschmelzung zwischen Bauchstrang und Ectoderm im Wege steht. In den multiplen Somiten der Oesophagusregion ist es zu keiner Ausbildung von Dissepimenten gekommen; hingegen ist die Bildung der Rüsselmuskeln in vollem Gange (Fig. 99*a* und 100 *R.R*).

Endlich lassen sich auch zum ersten Mal Spuren der weiterhin stellenweise so mächtig ausgebildeten Stammesmuskulatur, und zwar Längsfasern, Ringfasern und transversal gerichtete Fasern erkennen (Fig. 99*a*, 100, 100*f* und 101 *M.l*, *M.r* und *M.t*). Über die Genese aller dieser Fasern vermochte ich wegen der Kleinheit ihrer Bildungszellen nichts zu eruiren; dass sie aber alle von Elementen der Somatopleura abstammen, macht schon ihre stets diesem Theile des Cölomesoblasts entsprechende Lage wahrscheinlich. Dass erst von diesem Entwicklungstage ab, wo zuerst definitive Muskelfasern sowie die Fibrillen des Bauchstranges sich ausgebildet zeigen, Cocain auf die Embryonen einwirkt, darauf wurde schon oben pag. 65 hingewiesen.

Der nun mit deutlichem Lumen versehene Oesophagus liegt noch immer als gefalteter Schlauch im Mundsegment, so dass frontale Schnitte nach wie vor den Eindruck erwecken, als habe man es mit 3 von einander unabhängigen Taschen zu thun (Fig. 99*a*, *Oe*). Die rechts gelegene dieser Scheintaschen, nämlich das mit dem Stoma communicirende Vorderende, lässt bereits die Umwandlung der Embryonalzellen in die für das fertige Organ charakteristischen Fadenzellen erkennen; die mittlere Scheintasche, nämlich das mit dem Mitteldarm in Verbindung tretende Oesophagusende, stößt nun direct an das Darmlumen, und bald erfolgt sein Durchbruch in dieses (vergl. auch Fig. 98 und 100 *Oe*).

Der Mitteldarm, in dem sich allmählich ein geräumiges, scharf begrenztes Lumen gebildet hat, ragt tiefer als zuvor in das Pygidium hinein, so dass seine Verschmelzung mit dem Ectoderm, d. h. der Afterdurchbruch, ebenfalls nahe bevorsteht. Ein vorderer, der Entodermzellen entbehrender Zipfel, der präorale Darmast, ragt weit über die Mundöffnung hinaus, und zwischen ihm und dem Gehirn hat sich ein geräumiger Blastocölspalt gebildet (Fig. 98 *Bl*). Das Fachwerk der die Dotterkügelchen einschließenden Entodermzellen wird nun immer enger, so dass stellenweise das Darmlumen bereits durchaus von den künftigen Epithelzellen begrenzt erscheint (Fig. 99*a*, 100 und 100*f*, *E.Z*). Da, wo Somithöhlen zur Ausbildung gelangt sind, erweist sich der Mitteldarm auch überall von einer deutlichen Splanchnopleura begrenzt; im Bereiche der Sprossungszone jedoch geht er ventral noch ohne jede Grenze in das embryonale Gewebe des Bauchstranges und Mesoderms über (Fig. 99*a* und 100*f*). Weitaus die meisten Embryonen erscheinen am 10. Tage schon dem unbewaffneten Auge graublau, und dies beruht darauf, dass die Dotterkörperchen mit einem Schlage, anstatt wie früher weiß, nun theils grün, theils amethystblau geworden sind, eine Färbung, die übrigens weiterhin wieder schwindet.

Die im vorigen Capitel bereits erwähnten larvalen Drüsen haben zum Theil riesige Dimensionen erreicht, insbesondere im Bereiche des Prostomiums und Pygidiums, wo sie, das Ectoderm durchbrechend, Organe, wie das Gehirn vorn und den Enddarm sowie die Sprossungszonen hinten, vor sich herschieben (Fig. 98 *Dr*).

Elfter und zwölfter Tag (Taf. 8 Fig. 102—106).

Entwicklung der Troche ihrem Höhepunkt nahe. Gröfsenabnahme des Prostomiums und Pygidiums. Beziehungen letzterer zu den Somaorganen. Zahl der Segmente des Somas. Drüsen und Hautstructur. Entwicklung der Parapodien. Gehirn und Augen. Bauchstrangganglien theils cölomatisch, theils noch mit dem Ectoderm verschmolzen. Lage des Schlundringes und unteren Schlundganglions im Embryo und im erwachsenen Thiere. Partielle Streckung des Oesophagus und sein Durchbruch in den Mitteldarm. Afterbildung. Zusammenrücken der Entodermzellen. Anlage des Nebendarmes in Form einer Rinne. Weitere Entwicklung des Cölomesoblasts. Streckung der Rüsselretractoren. Anlage der provisorischen Nephridien. Ausschlüpfen der Embryonen.

In diesen letzten Tagen der embryonalen Entwicklung nähert sich das Trochsystem seiner höchsten Ausbildung. Insbesondere

sind der Proto- und Paratroch durch mächtige Cilien ausgezeichnet, mit Hilfe deren sich die in Freiheit gesetzten Embryonen nun sehr rasch fortzubewegen vermögen. Auch die Cilien des Neurotrochoids haben eine weitere, wenn auch entfernt nicht mit jener vergleichbare Größenzunahme erfahren.

Im Habitus der Embryonen tritt nun eine Erscheinung zu Tage, welche sich zwar allmählich ausgebildet hat, aber doch erst jetzt, nach einer gewissen Streckung des Somas, auffallend zur Geltung gelangt, nämlich die Größenabnahme von Prostomium und Pygidium. Vergleicht man Fig. 102 mit den entsprechenden Bildern früherer Stadien, so wird ohne Weiteres diese bedeutende Reduction, insbesondere die des Prostomiums, in die Augen springen, eine Erscheinung übrigens, welche bei Formen, wo eine typischere Trochophora zur Ausbildung gelangt, also z. B. bei *Polygordius* oder *Lopadorhynchus*, im entsprechenden Stadium in noch viel auffallenderer Weise sich geltend macht. Im Hinblicke auf spätere Erörterungen möchte ich hervorheben, wie zu keiner Zeit der embryonalen Existenz sich irgend ein gegliedertes Organ, sei es in das Prostomium, sei es in das Pygidium hinein fortsetzt. Hinten enden die Sprossungszonen des Bauchstranges und Cölomesoblasts vor dem Paratroch, und vorn enden eben dieselben Organe hinter dem Prototroch; es bilden daher die Troche die Grenzen des Somas (Fig. 102).

Das Soma weist nun 13 den Ganglien des Bauchstranges und (so weit sie nicht in der Bildung von Rüsselmuskeln aufgegangen) auch den Somiten des Cölomesoblasts entsprechende Segmente auf (Fig. 102); wir werden sehen, wie diese Segmentzahl sich auch noch während einer längeren Periode des Larvenlebens constant erhält.

Außer den mächtigen Drüsen des Prostomiums und Pygidiums (Fig. 102 *Dr*) haben sich nun auch zahlreiche solche, und zwar theilweise von ansehnlicher Größe, in der Haut des Somas ausgebildet (Fig. 105*a* und 106 *Dr*). Über die Structur dieser Haut ist zu bemerken, dass noch keine Spur der weiterhin so sehr in den Vordergrund tretenden Fadenzellen vorhanden ist, d. h. dass die embryonalen Zellen noch keinerlei dahin führende Modificationen aufweisen.

Die im vorigen Capitel erwähnten Parapodien liegen noch ganz im Ectoderm; die ventralen lassen nun mehrere Kerne, eine einzige Borste, sowie basale, den späteren Protractoren entsprechende Muskeln erkennen (Fig. 104 *Pd*). Es war mir nicht möglich, ihre Zahl

genau festzustellen, was in Anbetracht ihrer Kleinheit (erreichen sie doch nicht einmal den Umfang der größeren Drüsen des Prostomiums!) nicht auffallen wird.

Das Gehirn hat nun nach hinten, dem Oesophagus zu, seine volle Selbständigkeit erlangt, wogegen es im Bereiche des Prostomiums noch zum größten Theil mit dem Ectoderm verschmolzen ist. Noch liegen die Augenblasen inmitten der in den Schlundring sich fortsetzenden Gehirncommissur (Fig. 102 und 103 *G* und *A*). Die aus den vordersten Somiten entstandenen Cerebroparietalmuskeln liegen nun, allerdings noch nicht vollkommen ausgebildet, frei in dem geräumigen Cölom (Fig. 102 *M.cp*).

Die Zahl der Bauchstrangganglien beträgt noch immer 12, und von diesen stellen sich die ersten 8 ganz vom Ectoderm abgelöst dar, haben also eine cölomatische Lage, wogegen die folgenden 4 noch mit dem Ectoderm verschmolzen sind (Fig. 102, 105*a* und 104 *B.G*). Alle stoßen noch mit ihren breiten Vorder- und Hinterflächen an einander, es ist also auch in diesem Stadium noch zu keiner Connectivbildung gekommen. Der median-dorsale Faserstrang hat bedeutend an Mächtigkeit zugenommen.

In meiner Beschreibung des Nervensystems der ausgebildeten *Capitella* (87 pag. 259) sagte ich:

»Bei allen vorhergehenden Gattungen (nämlich *Notomastus*, *Dasybranchus*, *Mastobranchus* und *Heteromastus*) nimmt das Gesammtgehirn den Kopflappen nebst zwei Körpersegmenten ein, und zwar occupiren die oberen Schlundganglien den hinteren Theil des Kopflappens plus vorderen Abschnitte des unbeborsteten Mundsegmentes (ersten Leibessegmentes), der Schlundring den übrigen Theil dieses Segmentes und die unteren Schlundganglien das zweite Leibessegment, welches auch das erste borstentragende ist. Bei *Capitella* dagegen nimmt auffallender Weise das Gesammtgehirn, außer dem Kopflappen, nicht noch zwei Leibessegmente, sondern nur noch Ein solches ein; es liegen nämlich von den Schlundganglien die oberen total im Kopflappen und das untere im ersten Leibessegmente. Da nun bei *Capitella*, im Gegensatze zu allen anderen Gliedern der Familie, dieses erste Leibessegment schon borstentragend[1] ist, so haben mich die erwähnten Lagerungsverhältnisse ihres Gehirns, im

[1] Die Angabe von Claparède & Mecznikow (69 pag. 192), dass die 12- bis 14gliederige Larve von *Capitella* am Mundsegmente der Borsten entbehre, ist unrichtig.

Verein mit der bedeutenden Ausdehnung ihres Kopflappens, auf den Gedanken gebracht, dass bei ihr das erste borstenlose Leibessegment oder Mundsegment der anderen Formen eingegangen, respective mit dem Kopflappen verschmolzen sei, und wir demgemäß in morphologischem Sinne im Kopflappen das erste Leibessegment mitzuzählen hätten.«

Diese an citirter Stelle von mir geäußerte Vermuthung erfährt nun durch die Entwicklungsgeschichte keine Bestätigung; denn ein Blick auf den in Fig. 102 abgebildeten Embryo zeigt, wie hier, wenn auch nicht wie bei allen anderen Gattungen der Familie dauernd, so doch im embryonalen Zustande vorübergehend, das Gehirn, der Schlundring und das untere Schlundganglion ebenfalls außer dem Prostomium noch zwei Körpersegmente einnehmen. Der definitive Zustand beruht also auf einer nachträglichen rostraden Verschiebung jener Theile, und dass diese Verschiebung schon sehr frühe (wahrscheinlich in Folge der Connectivbildung) statt hat, ergiebt sich aus Fig. 118, einer 8 Tage alten Larve, in der das untere Schlundganglion bereits seine für die Gattung charakteristische Lagerung im 1. Leibes- oder Mundsegmente aufweist, anstatt wie bei unserem Embryo (Fig. 102) im 2. Segmente.

Bedeutende Umwandlungen hat, seitdem wir uns zum letzten Mal mit ihm beschäftigten, der Darmtractus erfahren. Der bis dahin gefaltete und 3 Taschen vorspiegelnde Oesophagus hat sich nämlich unter gleichzeitigem Durchbruch in den Magendarm theilweise gestreckt. Hierbei wurde letzterer sammt seinem in das Prostomium hineinragenden präoralen Divertikel mit nach hinten gezogen (vergl. Fig. 97, 98 und Fig. 102 *Oe.M.D*), und dieses frühere Divertikel bildet nun einen Theil der dorsalen Darmwand. Noch sind aber diese Darmtheile weit von ihrer definitiven Lage entfernt, indem ja beim erwachsenen Thiere der Oesophagus 9 Segmente einnimmt, der Mitteldarm also im 10. beginnt, hier dagegen der Oesophagus erst 4 Segmente durchzieht, und der Mitteldarm demgemäß schon im 5. beginnt. Die Streckung des Oesophagus findet nicht bei allen Embryonen des vorliegenden Stadiums gleichzeitig statt, wie Fig. 103 *Oe* zeigt, welche einen Schnitt durch einen solchen Embryo darstellt, bei dem das betreffende Organ noch aufgerollt lag.

Gleichzeitig mit dem Durchbruche des Oesophagus erfolgt auch der Durchbruch des Mitteldarmes an der hämalen Seite der Pygidiumspitze, also die Afterbildung (Fig. 102 *Ar*).

Die Entodermzellen sind unter weiterer Verdrängung, resp.

Assimilirung der Dotterkügelchen noch näher zusammengerückt, und in den meisten sind zahlreiche gelbe in Alkohol beständige Körnchen aufgetreten (Fig. 105 und 105*a*, *E.Z*), Körnchen, welche ich auch von den Darmzellen des erwachsenen Thieres, und zwar als wahrscheinliche Producte einer excretorischen Thätigkeit seiner Zeit beschrieben habe (87 pag. 257). Die schon früher (pag. 67) erwähnte Verschmelzung zwischen Entodermzellen einer- und Zellen der Splanchnopleura andererseits lässt sich auch in diesem Stadium noch sehr deutlich erkennen (Fig. 103 und besonders 103*a*, *E.Z* und *Spl*).

An Querschnitten durch Embryonen dieses Stadiums fällt am Magendarme eine median-ventrale Rinne auf. Fig. 105, welche einen Theil des Darmes aus dem 3. Schnitte hinter dem Oesophagus darstellt, zeigt den Anfang dieser Bildung, Fig. 105*a*, 3 Schnitte weiterhin, also mehr im Bereich der Körpermitte geführt, zeigt die Rinne auf der Höhe ihrer gegenwärtigen Ausbildung, und Fig. 105*b*, 8 Schnitte noch weiter nach hinten geführt, zeigt dieselbe kurz vor ihrem Verstreichen. Diese Rinne, die sich später, wie wir sehen werden, vom Hauptdarme abschnürt, ist die Anlage des Nebendarmes. Und so wird meine früher (87 pag. 442) geäußerte Vermuthung, dass dieses Organ als Abschnürungsproduct des Hauptdarmes zu betrachten, und in Folge dessen da, wo kein Nebendarm vorhanden, auch die ventrale Darmrinne als Homologon des Nebendarmes aufzufassen sei, durch die Entwicklungsgeschichte bestätigt.

Betrachten wir nun die weiteren Schicksale des Cölomesoblastes. Mit der Streckung des Oesophagus werden auch die bis dahin im Mundsegmente aufgeknäuelt liegenden Rüsselretractoren nach hinten gezogen (Fig. 102 *R.R*), und zu diesem Behufe müssen die in der Bildung begriffenen vordersten Dissepimente (Fig. 103 *De*) selbstverständlich einreißen. Ja, dieser Process muss sich noch öfters wiederholen, da ja bei dem in Fig. 102 abgebildeten Embryo der Oesophagus die ersten 4, im erwachsenen Thiere dagegen die ersten 9 Segmente einnimmt.

In den vordersten Somiten fallen durch ihre Größe einige Zellhaufen auf, die vorn je mit dem Dissepimente verschmolzen sind, hinten dagegen frei endigen. Es sind die Anlagen der provisorischen Nephridien (Fig. 103 und 103*a*, *Nn.p*), welche, wie ich in meiner Monographie ausgeführt habe (87 pag. 278), bei Larven gewissen Alters, abgesehen vom 8. mit Genitalschläuchen ausgerüsteten Segmente, vom 5.—11. Segmente angetroffen werden. Der hinterste Abschnitt des Cölomesoblastes ist noch solid.

Hiermit endigt der erste Abschnitt dieser Untersuchung, denn die Embryonen sind nun zum Ausschlüpfen aus der Wohnröhre bereit.

II. Entwicklung der Larve.

Erster bis dritter Tag (Taf. 9 Fig. 108—110).

Schwärmen der Larven. Körperform und Segmentzahl. Höhepunkt der Trochentwicklung. Auftreten Eines Becherorgans. Zahl der Parapodien conform der der Segmente. Überzählige Parapodien. Höhepunkt der Augenentwicklung. Bildung der Bauchstrang-Seitennerven. Blasenförmige Erweiterung des Enddarmes. Einwanderung der Gregarinen.

Beim Ausschwärmen zeigen die Larven eine gegenüber der bisher dargebotenen sehr gesteigerte Beweglichkeit. Ihr positiver Heliotropismus ist so ausgeprägt, dass, wie oft man auch das sie beherbergende Gefäß drehen mag, sie sich stets wieder am Rande des Wasserspiegels im Punkte der größten Helligkeit ansammeln.

Die Rückbildung des Prostomiums und Pygidiums hat dem Soma gegenüber noch weitere Fortschritte gemacht. Letzteres besteht nun aus 13 Segmenten, und diesen entsprechen auch 13 Ganglien der Bauchkette sowie 13 Parapodpaare (Fig. 108). Hiermit tritt, wie schon Claparède & Mecznikow (69 pag. 192) constatirten, in der Segmentbildung ein längerer Stillstand ein, so dass die nächsten 14 Tage hindurch alle Larven, welche Veränderungen sie auch sonst erfahren mögen, sich ausnahmslos als aus 13 Segmenten bestehend erweisen.

Mit dem Höhepunkte der Beweglichkeit ist auch der Höhepunkt der Entwicklung der Troche eingetreten. Sowohl Prototroch als Paratroch zeigen nun die bereits früher (pag. 66) beschriebene Form und Anordnung ihrer Zellen in auffallendster Weise. Sehr deutlich kommt auch bei beiden der basale Muskel zum Vorschein (Fig. 110 und 110 *a*).

An der Spitze des Kopflappens ist Ein Becherorgan zur Ausbildung gelangt, welchem sich erst nach etwa 14 Tagen noch weitere zugesellen.

Entsprechend den 13 Segmenten des Somas sind nun auch 13 neurale und 13 hämale Parapodpaare vorhanden, welche so wie auch die anderen gegliederten Körpertheile je weiter vorn um so ausgebildeter erscheinen (Fig. 108 *Pd*). Die Drüsenkörper der vorderen Chätopodien sind vollständig in das Cölom hineingerückt, und deren

Muskulatur hat sich demgemäß vervollständigt. Jede Drüse enthält erst eine Borste, und zwar sind, wie das für längere Zeit des Larvenlebens charakteristisch (vergl. Eisig 87 pag. 266), die ersten 3 mit Pfriemen-, die übrigen mit Hakenborsten ausgerüstet. Es kommt nicht selten vor, dass an Stelle Eines Parapods deren 2 vorhanden sind, so am 2. Segmente unserer Fig. 108, und zwar neural. Diese Doppelorgane beruhen wohl auf einer Theilung der ursprünglichen Anlage. Es scheint jedoch, als ob solche überzählige Organe nie oder doch nur selten zur weiteren Ausbildung gelangen, da ich mich nicht erinnere, bei den zahlreichen von mir früher untersuchten erwachsenen Thieren jemals solche überzählige Organe angetroffen zu haben.

Die noch immer in der Gehirnsubstanz eingebettet liegenden Augenblasen haben bedeutend an Umfang abgenommen, wogegen die an ihrer Basis von Pigment umfassten Linsen in Form krystallheller Halbkugeln ihre höchste Ausbildung erreicht haben (Fig. 108 und 110 *A*).

Vom Bauchstrange ist, abgesehen von der Vermehrung seiner Ganglien von 12 auf 13, hervorzuheben, dass sich, insbesondere vorn, die Bildung von Seitennerven erkennen lässt. Die Details dieses Processes sind, wie auch diejenigen der meisten übrigen histogenetischen Vorgänge, mir verborgen geblieben, indem eben die in der Entwicklung begriffenen Elemente unserer Form allzu geringe Dimensionen aufwiesen, um nach dieser Richtung hin mit Aussicht auf Erfolg erforscht werden zu können.

Auch bei den meisten Larven dieses Stadiums ist der Oesophagus erst theilweise ausgestreckt (Fig. 108 *Oe*); ja bei einzelnen noch gar nicht, so dass das bekannte Divertikel des Mitteldarmes noch in der Kopfregion angetroffen wird (Fig. 109 *M.D*). Eine auffallende Modification bietet der das Pygidium einnehmende Endtheil des Mitteldarmes dar: er hat nämlich eine blasenförmige Erweiterung erhalten (Fig. 108).

Nahezu allen Denen, die sich mit *Capitella* beschäftigt haben, ist die im Magendarme dieses Wurmes schmarotzende, ankerförmige Gregarine aufgefallen, die Claparède (61 pag. 92, Taf. 1 Fig. 15) zuerst beschrieben und abgebildet hat. Ich konnte mich nun davon überzeugen, dass schon bei den 1 Tag alten Larven die Einwanderung dieses Parasiten, und zwar in vollständiger Ausbildung vor sich geht. Ob die Einwanderung per os oder per anum oder auf beiden

Wegen erfolgt, konnte ich nicht entscheiden, da ich die Schmarotzer stets entweder auf der Haut der Larven, oder aber bereits im Magendarme antraf.

Vierter und fünfter Tag (Taf. 9 Fig. 111—112).

Schwund des Heliotropismus. Beginn der Rückbildung des Trochsystems. Höhepunkt der Entwicklung der larvalen Drüsen. Anlage der Wimperorgane. Blastocölnatur der antecerebralen Prostomiumhöhle. Weitere Ausbildung der Rüsselmuskeln, des Rüsselepithels und Mitteldarmes. Anlage des Schlundnervensystems. Embryonaler Zustand der Sprossungszone.

Der beim Ausschwärmen der Larven so ausgesprochene Heliotropismus schwindet allmählich, und gleichzeitig verringert sich auch unter Anzeichen beginnender Rückbildung des Trochsystems die Energie der Schwimmbewegungen, an deren Stelle nun häufig spannerraupenartige Kriechbewegungen treten.

Die Entwicklung der larvalen Drüsen des Prostomiums und Pygidiums hat ihren Höhepunkt erreicht (Fig. 112 und 112*d*, *Dr*). Von besonderem Interesse ist ihr Verhalten im Prostomium, indem dieselben hier in noch höherem Maße als früher (vergl. pag. 72) die Haut durchsetzen und tief in die Gehirnsubstanz hineinragen (Fig. 112*d*, *Dr*). In der citirten Figur sieht man den früher (vergl. pag. 62 und Fig. 81) direct unter der Cuticula befindlich gewesenen Prototroehnerven vom Ectoderm bedeckt und darunter, also zwischen Nerv und Gehirn, die Basen der erwähnten (weiter vorn mündenden) Drüsenkörper. Weiterhin (pag. 81) werden wir sehen, dass letztere beim partiellen Abwerfen des Prototrochs und seines Nerven eine wichtige Rolle zu spielen haben.

In diesem Stadium vollzieht sich die Anlage der Wimperorgane (Geruchsorgane), und zwar in Form zweier zwischen Prototroch- und Augenregion erfolgender Ectodermeinstülpungen (Fig. 111 *W.O*), deren genaueres Verhalten im nächsten Capitel dargelegt werden soll.

Von der Augenregion ab, wo das Gehirn auch bei erwachsenen Thieren mit dem Ectoderm verschmolzen bleibt, hat sich nun um die hintere Partie desselben eine geräumige Höhle gebildet (Fig. 111 und 112*c*, *G*), welche ihre Entstehung den basalen Theilen der multiplen vordersten Somite verdankt. Außerdem existirt nun aber auch noch eine (eben durch die erwähnte Gehirn-Ectodermverschmelzung von der postcerebralen durchaus geschiedene) antecerebrale Höhle, und zwar die eigentliche Prostomiumhöhle (Fig. 111 *Bl*),

in deren Bereich während des bisherigen Verlaufes der Entwicklung der Cölomesoblast wegen des dazwischen geschobenen Gehirns gar nicht vorzudringen in der Lage war. Diese Höhle muss daher mit der schon früher (pag. 65 Fig. 80 und 86 *Bl* und pag. 70 Fig. 81 und 86 *L.M*) besprochenen Blastocölspalte identisch sein. Demgemäß haben wir auch die in letzteren aufgespannten Muskeln als Larvenmuskeln (Derivate des Pädomesoblastes) zu betrachten (Fig. 111 *L.M*). Es ist dies die einzige mir bekannte Stelle, wo (abgesehen von der Neuroglia) embryonale Räume und Gewebe erhalten bleiben, wobei jedoch zu bemerken ist, dass weiterhin die ante- und postcerebralen Gehirnhöhlen mit einander zur Verschmelzung gelangen (Fig. 118).

Die Rüsselretractoren bilden bereits ansehnliche Stränge, welche mit zahlreichen Zellen besetzt erscheinen, nämlich mit den in der Ausbildung begriffenen, schon oben pag. 65 erwähnten Ganglienzellen des Schlundnervensystems (Fig. 111 und 112*c*, *R.R*), welche binnen wenigen Tagen ihre definitive Form erlangen. Auch das Rüsselepithel lässt die für seinen definitiven Zustand charakteristische Fadenzellenstructur erkennen (Fig. 112*c*, *Ph*), und die Entodermzellen endlich bilden nun ein regelmäßiges Epithel, in dem sich nur noch vereinzelte kleine Dotterkügelchen nachweisen lassen.

Dagegen herrscht in der Sprossungszone nach wie vor der embryonale Zustand. Insbesondere erweisen sich Ectoderm und Bauchstrang noch vollkommen verschmolzen und der Cölomesoblast noch durchaus solid (Fig. 112*a*, *E*, *Bg* und *C.M*).

Sechster und siebenter Tag (Taf. 9 Fig. 113—117).

Schwund des gesammten Trochsystems. Definitive Lage der Augen. Ausbildung der Wimperorgane. Gliederung des Cöloms. Bauchstrang-Connectivbildung. Cuticula des Mitteldarmes. Partielle Abschnürung des Nebendarmes. Ausbildung des Schlundnervensystems.

Das schon im vorhergehenden Stadium reducirt erscheinende Trochsystem gelangt im Laufe des 6. und 7. Tages zu vollkommenem Schwunde. Larven, die solcher Metamorphose unterliegen, weisen, was zunächst den Paratroch betrifft, an Stelle der früheren, so kräftigen und so mächtig strudelnden Wimpern nur noch dünne, träg pendelnde Fäden auf, und die Träger dieser Fäden, die vorher so scharf gesonderten, homogenen Platten, sind auf einen Bruchtheil

ihrer früheren Größe reducirt und stellenweise zu einem körnigen Plasma verschmolzen (Fig. 115 *b*). Rasch folgt auf dieses Stadium sodann ein solches, wie es in Fig. 116 abgebildet wurde, wo von Cilien und Platten überhaupt keine Spur mehr vorhanden ist, und überdies die früheren spindelförmigen, mit basalen Ausläufern endenden Kerne in gewöhnliche Kerne verwandelt erscheinen. Es wird demnach der Paratroch unter Verlust der Cilien und Umwandlung der homogenen Platten in Zellplasma, sowie der spindelförmigen Kerne in rundliche Kerne mit in den jungen Wurm herübergenommen: er bildet einen Theil der Epidermis.

Anders der Prototroch. Ist nämlich meine Auslegung der vorliegenden Bilder (Fig. 115 und 115*a*) richtig, so wird ein großer Theil desselben, sowie auch sein Nerv abgeworfen, und nur die basalen Partien des Zellringes scheinen erhalten und dem Ectoderm einverleibt zu werden. Bei diesem Abstoßen des Prototrochs und seiner Nerven spielen jedenfalls jene mächtigen larvalen Drüsen, die wir schon früher (vergl. pag. 79 und Fig. 112*d*) zwischen Prototroch und Gehirn sich eindrängen sahen, und die theilweise jedenfalls mit abgeworfen werden, eine wichtige Rolle.

Gleichzeitig mit denjenigen der Trochе schwinden auch die Cilien des Neurotrochoids. Da die dasselbe constituirenden Zellen zu keiner Zeit stark vom Habitus der übrigen ectodermalen Zellen abwichen, so geht auch ihre Umwandlung in Ectodermzellen ohne so auffallende Erscheinungen vor sich.

Der Verlust des Trochsystems hat natürlich den Verlust des Schwimmvermögens zur Folge; die Larven sinken daher zu Boden oder kriechen an den Wänden umher, und bietet man ihnen Sand oder anderes geeignetes Material dar, so pflegen sie sich von jetzt ab zu verkriechen.

Nach dem Schwunde des Prototrochs nimmt das Auge seine für das erwachsene Thier charakteristische Lage zwischen Gehirn und Haut ein. Vergleicht man aber die Fig. 115 und 115*a* mit 114, so ergiebt sich, dass das Sehorgan diese seine oberflächliche Lagerung weniger durch eigene Verschiebung als vielmehr durch das Abwerfen des Prototrochs und der larvalen Drüsen erlangt hat.

Dass die Wimperorgane da zur Anlage gelangen, wo sich Gehirn, Augen und Prototroch berühren, wurde schon im vorigen Capitel erwähnt (pag. 79). Im vorliegenden Stadium bilden sie schon ansehnliche Säckchen mit deutlichen äußeren Mündungen (Fig. 113 und 114*a*, *W.O*). Ein starker, nahezu gemeinsam mit der Schlund-

commissur aus dem Gehirn entspringender Nerv tritt dorsal in das Organ (Fig. 114*c*, *W.O.N*), und ventral befestigt sich an ihm ein Zellstrang, der künftige Retractor (Fig. 114*c*, *W.O.R*). Was den Nerven betrifft, so sei hier an jenen bei Embryonen vom 8. Tage auftretenden Gehirnfortsatz erinnert (pag. 68 Fig. 91 *Nr?*), von dem dahingestellt bleiben musste, ob er diejenige Hautstelle innervirt, an der das Wimperorgan später zur Einstülpung gelangt. In solchem Falle wäre er natürlich mit dem Nerven des vorliegenden Stadiums identisch.

Somatopleura und Splanchnopleura bilden nun dünne epitheliale Platten, welche einerseits den Hautmuskelschlauch nach innen, andererseits den Darm nach außen hin begrenzen. Ferner hat das Cölom in Folge der Ausbildung der transversalen Muskulatur seine charakteristische Gliederung in Darmkammer, Nierenkammer und Bauchstrangkammer erlangt (Fig. 116*a* und Eisig 87 pag. 680). Hingegen hat die Entwicklung der provisorischen Nephridien noch keinerlei Fortschritte gemacht, indem die betreffenden Anlagen noch unverändert in Form großzelliger Stränge in den Nierenkammern angetroffen werden (Fig. 116*a*, *Nn.p*).

In Folge der allgemeinen Längsstreckung der Larven sind nun auch die Ganglien des Bauchstranges etwas aus einander gerückt, so dass die Connective zur Ansicht gelangen; unsere Fig. 116*a*, *B* zeigt einen Schnitt durch ein solches Connectiv aus derjenigen Leibesregion, wo der Bauchstrang mit der Haut verschmolzen bleibt.

In dem bis dahin nach innen wenig scharf begrenzten Mitteldarm ist es nun zur Entwicklung einer sehr mächtigen Cuticula gekommen (Fig. 116*a*, *M.D*). Ferner hat sich die oben pag. 76 als Nebendarmanlage beschriebene Mitteldarmrinne stellenweise abgeschnürt (Fig. 116*a*, *N.D*), so dass über die Natur des betreffenden Organs fortan kein Zweifel mehr walten kann. Seine Ausdehnung in diesem Stadium beträgt (nach Berechnung einer vollständigen Querschnittserie) ungefähr $^1/_4$ der Gesammtlänge der Larve.

Die Rüsselretractoren sind nun zu mächtigen Bündeln herangewachsen (Fig. 113 *R.R*), und die Ganglien dieser Retractoren oder das Schlund-Nervensystem (vergl. Eisig 87 pag. 256 und 429 sowie ibid. Fig. 2 Taf. 29, Fig. 10 *G.Rl.R* Taf. 30 und Fig. 15 Taf. 30) haben ihre Ausbildung erfahren. Fig. 117 zeigt, wie diese Ganglienzellen in dichten Gruppen die Muskeln umfassen, und Fig. 117*a* demonstrirt isolirte Zellen mit ihren Fortsätzen.

Achter Tag (Taf. 9 Fig. 118 und 119).

Streckung der Larven. Provisorische Abgrenzung der Körperregionen sowie des Oesophagus und des Mitteldarmes. Einverleibung des Prostomiums und des Pygidiums. Ausdehnung des Cöloms. Ausbildung der Stammesmuskulatur. Verhalten des Oesophagus, Mitteldarmes und Nebendarmes.

Vergleicht man die in Fig. 118 abgebildete Larve mit den früheren, so fällt ohne Weiteres die bedeutende Größenzunahme auf; denn sie hat gegenüber den in Fig. 108 abgebildeten (ca. $^1/_2$ mm messenden) ihre Länge nahezu verdoppelt. Diese Zunahme beruht aber nicht etwa auf einer Vermehrung der Segmente, indem ja die Larven noch immer so wie früher deren 13 aufweisen, sie beruht vielmehr lediglich auf einer sehr ausgiebigen Streckung. In Folge dessen erscheint auch der Oesophagus fortan ausnahmslos als gerades Rohr, und die einzelnen Ganglienknoten, welche sich früher nahezu berührt hatten, sind nun, insbesondere im Hinterleibe oder Abdomen, durch auffallend lange Connective von einander getrennt, welchen natürlich auch ähnlich langgezogene Segmente entsprechen. Die Abgrenzung der Leibesregionen ist indessen noch nicht definitiv erfolgt, indem ja im fertigen Thiere der Thorax aus 9 Segmenten, hier dagegen erst aus 6 solchen besteht. Die Grenze zwischen Thorax und Abdomen wird in erster Linie durch den Übergang des Oesophagus in den Mitteldarm, resp. durch die vordere Mündung des Nebendarmes gekennzeichnet, und dementsprechend finden wir auch bei unserer Larve (Fig. 118 *N.D*) diesen Übergang im 7. statt im 10. Segmente. Es muss also, dem Vorhergehenden zufolge, im Laufe der weiteren Entwicklung der Oesophagus und mit ihm der Mitteldarm noch eine (auf Streckung oder Wachsthum beruhende) Rückwärtsverschiebung um 3 Segmente erleiden, wobei nur schwer einzusehen ist, wie sich dabei die Dissepimente verhalten, die ja einerseits am Hautmuskelschlauch, andererseits am Darmtractus angeheftet sind. Erst eingehende auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen werden uns hierüber Aufklärung verschaffen können.

Prostomium und Pygidium haben zwar mit dem Schwunde der Troche aufgehört gesonderte Abschnitte zu bilden, aber noch lässt sich wenigstens die dem ersteren entsprechende Region ziemlich genau an Larven des vorliegenden Stadiums erkennen. Es entspricht nämlich dem Prostomium die unmittelbar vor dem Gehirn

gelegene, mit Larvenmuskeln und Blastocöl ausgerüstete Spitze des Kopflappens (Fig. 118 *L.M* und *Bl*). Das Pygidium dagegen ist schon aus dem Grunde als solches nicht mehr zu identificiren, weil mit der oben beschriebenen Streckung die Sprossungszone bis zur Hinterwand des Körperendes gerückt ist (Fig. 118 *S.Z*), so dass der unmittelbar davor gelegene Theil (also das frühere Pygidium) jetzt auch diejenigen Organe, welche ihm bis dahin gefehlt haben, nämlich Bauchstrang und Mesoderm (Cölom), in sich beherbergt. Mit anderen Worten: aus dem früheren Pygidium ist das letzte Abdominalsegment hervorgegangen, welches sich von den vorhergehenden nur dadurch unterscheidet, dass an seinem Hinterende die zur Bildung der künftigen Segmente dienenden ectodermalen und mesodermalen Sprossungszonen ihren Sitz haben.

Mit der Längsstreckung haben die Larven auch eine bedeutende Volumzunahme erfahren, so dass das Cölom in Folge dessen viel geräumiger, die Körperwandungen dagegen viel schmächtiger erscheinen. Diese Verdünnung des Hautmuskelschlauches scheint aber lediglich auf Kosten der Epidermis vor sich gegangen zu sein, indem die Stammesmuskulatur den früheren Stadien gegenüber eine viel kräftigere Ausbildung zur Schau trägt (Fig. 119 *E*, *M.l* und *M.r*).

Was den Darmtractus betrifft, so zeigt der Oesophagus (Fig. 118 *Oe*) jetzt vorn deutlich jene charakteristische kropfartige Anschwellung, nämlich die als Rüssel oder Pharynx vorstülpbare Partie, und hinten endet er noch, wie oben erwähnt, 3 Segmente vor seiner definitiven Grenze. Der Mitteldarm fungirt bereits, indem die Larven Ulven, Diatomeen etc. zu fressen begonnen haben. Der Nebendarm ist nun deutlich als ventral-median am Hauptdarm verlaufender Canal kenntlich (Fig. 118 und 119 *N.D*). Er mündet vorn an der Grenze zwischen Oesophagus und Mitteldarm und hinten ungefähr am Anfang des letzten Körperdrittels. Aus lückenlosen Schnittserien ergab sich, dass sowohl in diesem als auch in noch späteren Stadien der Nebendarm keineswegs überall vom Hauptdarme zur Abschnürung gelangt ist, indem auf Stellen, wo er ein selbständiges Rohr bildet, solche folgen, wo sein Lumen mit dem Darmlumen communicirt, und dieser Befund ist interessant im Hinblick auf ein ganz ähnliches Verhalten der erwachsenen Thiere (vergl. 2. Theil, II. Das Entoderm, 2. Der Nebendarm).

Hiermit schließt der von Tag zu Tag alle Organsysteme berücksichtigende und durch Abbildungen erläuterte Theil meiner Untersuchung ab. Ich habe aber die Larven noch ungefähr 3 Wochen

hindurch, insbesondere im Hinblick auf diejenigen Organsysteme, welche noch auffallende Veränderungen erleiden, cursorisch weiter verfolgt, und im nachfolgenden Capitel sollen die allerdings nur spärlichen Resultate für jedes der betreffenden Organsysteme im Zusammenhange mitgetheilt werden.

Neunter bis achtundzwanzigster Tag.

Zunahme der Segmente. Weitere Entwicklung der Wimperorgane. Vermehrung der Becherorgane. Längenzunahme und Mündungsverhältnisse des Nebendarmes. Entwicklung der Nephridien und Genitalschläuche. Ausbildung der Hämolymphe.

Die Zahl der Segmente, nämlich 13, bleibt noch ungefähr eine Woche hindurch unverändert, dann aber, vom 16.—18. Tag ab, treffen wir eine Zunahme um 2, also auf 15, und gleichzeitig damit erfolgt eine entsprechende Vermehrung der Ganglien und Parapodien. Am 22. Tage kamen in der Sprossungszone noch 3 weitere Segmente zur Anlage, und am 28. waren dieselben ausgebildet, so dass die Larve nun aus 18 mit Parapodien und Ganglien ausgerüsteten Segmenten bestand.

Die Wimperorgane rücken scheinbar immer mehr nach vorn, was aber in Wahrheit wohl auf einer weiteren Reduction des Kopflappens oder Prostomiums beruht. Retractoren fanden sich am 13. Tage ausgebildet, und am 16. wurde starke Flimmerthätigkeit beobachtet.

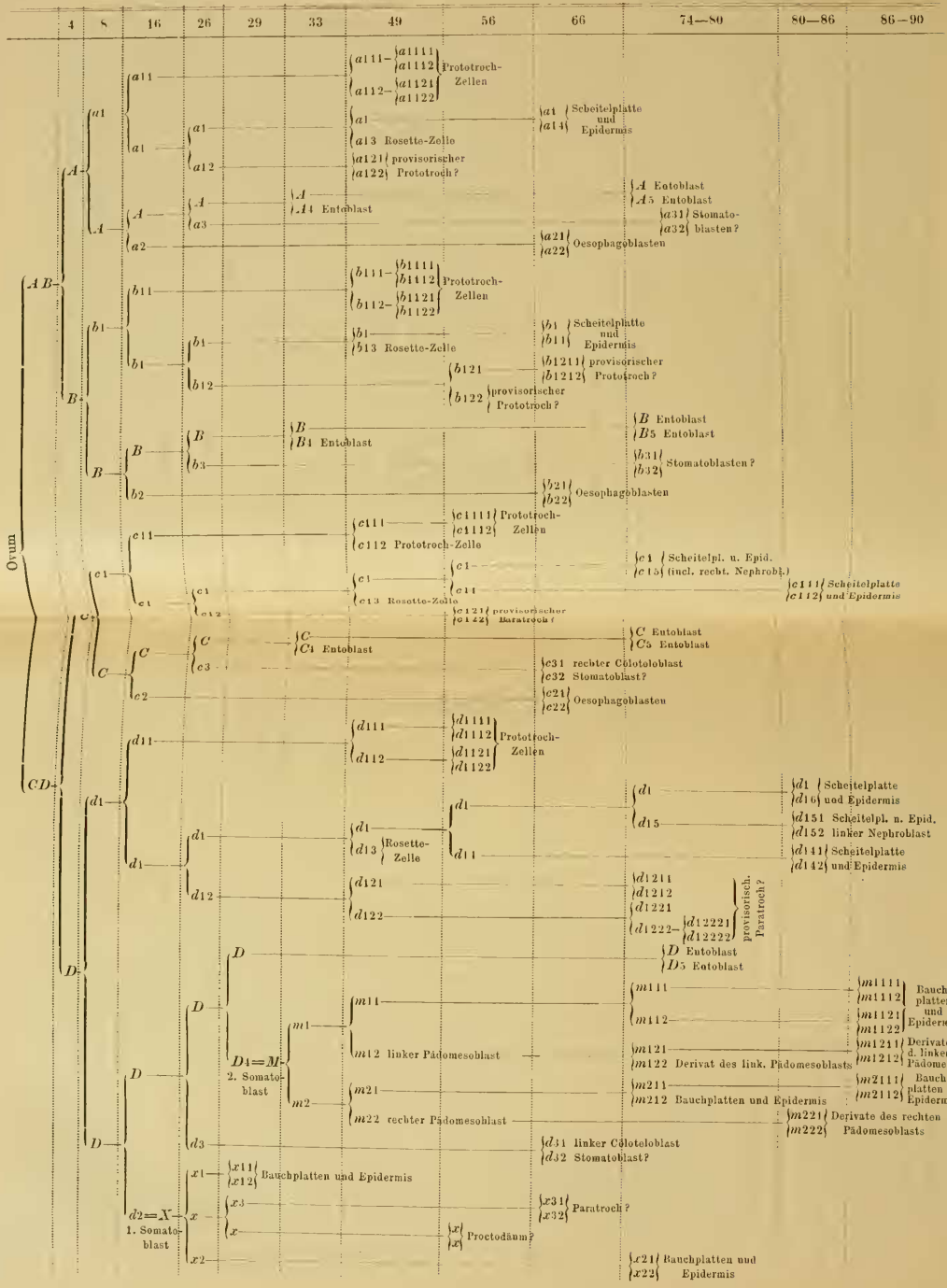
Weitere Becherorgane entwickeln sich vom 8. Tage ab zunehmend, so dass am 18. schon zahlreiche am Kopflappen und am 28. auch am Thorax sich vorfanden.

Mit der Vermehrung der Segmente fährt auch der Nebendarm fort, sich weiter abzuschnüren, so dass er bei Larven vom 22. Tage bereits bis in das 13. Segment reicht. Vorn mündet er aber noch im 8. Segmente (anstatt im 10. wie bei ausgewachsenen Thieren) in den Oesophagus, so dass selbst bei 28 Tage alten Larven diese Theile noch nicht ihre definitive Lage haben (vergl. oben pag. 83).

Die provisorischen Nephridien fand ich erst am 22. Tage im 4., 5. und 6. Segment ausgebildet, am 28. auch die stark wimpernden Genitalschläuche im 8. Segment. Wegen der weiteren Ausbildung des provisorischen Nephridialsystems, sowie seiner Rückbildung Hand in Hand mit der Ausbildung des definitiven, verweise ich aber auf meine ausführlichen Angaben in der Monographie (87 pag. 270—280).

Am 17. Tage beobachtete ich zum 1. Mal deutliche Leucocyten sowie auch einzelne gefärbte Blutscheiben, und am 28. waren deren schon zahlreiche vorhanden.

Liste der wirklichen Furchung nebst Angaben über die Bedeutung der Zellen.



Schema der Theilungsfolge bis zum 128-Zellenstadium.

NB. Dieses Schema stellt die Theilungen bis zum 128-Zellenstadium so dar, wie sie auf einander folgen würden, wenn sich die Zellen-Quartette, regelmäßig alternirend, synchronisch theilten. Es soll eben dazu dienen, zu zeigen, in welchem Grade die Furchung von dieser theoretisch gesetzten Theilung abweicht.

1.	A	B	C	D	8	16	32	64
2.	$a1$	$b1$	$c1$	$d1$				
3.	$a2$ ($a21$, $a211$, $a2111$)	$b2$	$c2$	$d2 = X$				
4.	$a11$ ($a111$, $a1111$, $a11111$)	$b11$	$c11$	$d11$				
5.	$a3$ ($a31$, $a311$)	$b3$	$c3$	$d3$				
6.	$a12$ ($a121$, $a1211$)	$b12$	$c12$	$d12$				
7.	$a22$ ($a221$, $a2211$)	$b22$	$c22$	$d22 = x1$ ($x11$, $x111$)				
8.	$a112$ ($a1121$, $a11211$)	$b112$	$c112$	$d112$				
9.	$A4$	$B4$	$C4$	$D4 = M$ ($m1$)				
10.	$a13$ ($a131$)	$b13$	$c13$	$d13$				
11.	$a212$ ($a2121$)	$b212$	$c212$	$d212 = x2$ ($x21$)				
12.	$a1112$ ($a11121$)	$b1112$	$c1112$	$d1112$				
13.	$a32$ ($a321$)	$b32$	$c32$	$d32$				
14.	$a122$ ($a1221$)	$b122$	$c122$	$d122$				
15.	$a222$ ($a2221$)	$b222$	$c222$	$d222 = x12$ ($x121$)				
16.	$a1122$ ($a11221$)	$b1122$	$c1122$	$d1122$				128
17.	$A5$	$B5$	$C5$	$D5$				
18.	$a14$	$b14$	$c14$	$d14$				
19.	$a2112$	$b2112$	$c2112$	$d2112 = x3$				
20.	$a11112$*	$b11112$	$c11112$	$d11112$				
21.	$a312$	$b312$	$c312$	$d312$				
22.	$a1212$	$b1212$	$c1212$	$d1212$				
23.	$a2212$	$b2212$	$c2212$	$d2212 = x112$				
24.	$a11212$*	$b11212$	$c11212$	$d11212$				
25.	**			$m2$ ($D42$)				
26.	$a132$	$b132$	$c132$	$d132$				
27.	$a2122$	$b2122$	$c2122$	$d2122 = x22$				
28.	$a11122$*	$b11122$	$c11122$	$d11122$				
29.	$a322$	$b322$	$c322$	$d322$				
30.	$a1222$	$b1222$	$c1222$	$d1222$				
31.	$a2222$	$b2222$	$c2222$	$d2222 = x122$				
32.	$a11222$*	$b11222$	$c11222$	$d11222$				

* Diese weiteren Theilungen der 16 den Prototrochring zusammensetzenden Zellen $a1111 - d1111$, $a1112 - d1112$, $a1121 - d1121$ und $a1122 - d1122$ erfolgen in Wirklichkeit sehr viel später.

** Von dem Quartett $A4 - D4$ kommt allein (und zwar schon viel früher) $D4 = M$ zur Theilung, wogegen $A4$, $B4$ und $C4$ nebst $A - D$ und $A5 - D5$ ungetheilt bis zur Periode der Gastrulation als solche verharren.

Anhang zum ersten Theil.

Zur Methodik.

Isolirung und Haltung der Brutthiere. Prüfung des Alters der Brut. Haltung der Larven. Untersuchung der frischen Eier. Conservirungsflüssigkeiten. Anwendung von Cocain. Färbung. Herstellung der Totalpräparate. Anfertigung der Schnittpräparate.

Wie schon in der Einleitung hervorgehoben wurde, bietet *Capitella* dem Studium ihrer Entwicklungsgeschichte neben manchen großen Vortheilen auch recht empfindliche Nachtheile dar, welche theilweise zu überwinden erst in Folge einer allmählich ausgebildeten Technik gelungen ist. Obgleich es sich um keine im strengen Sinne des Wortes neuen Methoden handelt, so glaube ich doch meine speciellen Verfahren hier mittheilen zu sollen, weil sie meinen Nachfolgern von Nutzen sein können.

Die bereits abgelegten Eier lassen sich nur schwer herauspräpariren, weil die in dem feinen Schlamme des Hafens besonders häufig vorkommenden Thiere ihre Wohnröhren mit eben diesem überaus zähen Schlamme fest verkitten. Ich übertrug daher jeweils eine größere Anzahl solcher Würmer, die ihre Eier noch nicht abgelegt hatten, in flache, mit grobem Sande halb angefüllte Schalen und setzte sie unter Circulation. Nach 2—3 Tagen pflegen die reifsten sich Röhren zu bauen und die Eier abzulegen. Hatte man einige hundert Exemplare eingesetzt, so findet man dann Wochen hindurch täglich etwa ein Dutzend solcher mit frisch abgelegten Eiern, die man nach Entfernung des Sandes leicht durch Zerreißen der in mehrere Stücke zerschnittenen Wohnröhren frei präpariren kann. Dies Verfahren hat auch noch den Vortheil, dass man stets über das Alter der Eier orientirt ist und eine größere Anzahl gleichaltriger mit dem Mutterthiere versehener Brut jeweils isoliren kann, um sie an beliebigen Tagen nach der Ablage bis zum Ausschlüpfen zu untersuchen, resp. zu conserviren. Die so isolirten Brutthiere können ohne Circulation in flachen, halb mit Seewasser und einem kleinen Stück Ulva gefüllten, gut zugedeckten Schalen gehalten werden.

Da bei der täglichen Musterung der zur Eiablage bestimmten Würmer leicht ein oder mehrere, die die Eier schon abgelegt hatten, übersehen werden können, so empfiehlt es sich, bei den zur Weiterentwicklung zu isolirenden vorher das Alter der Brut zu prüfen

Es geschieht dies leicht, nachdem man zuerst etwas Sand von der an sich durchsichtigen Wohnröhre entfernt hat, bei Oberlicht mit Beleuchtungslinse und System etwa von der Stärke A Zeiss. Die frisch abgelegten Eier befinden sich entweder in der Polkörperbildung oder in der Zwei- bis Achttheilung. Ältere werden eliminirt. Nur solche Röhren sind für die Weiterentwicklung zu wählen, in welchen sich das Mutterthier noch befindet, da bei jenen ohne Insassen die Brut nach kurzer Zeit von Bacterien vernichtet wird.

Ich will gleich hier bemerken, dass auch die ausgeschlüpften Larven am besten in eben solchen Gefäßen mit Ulvastücken ohne Circulation gehalten werden. Man kann sie auf diese Weise beliebig lange züchten, indem sie sich von den Ulven und den in den Gefäßen wuchernden Diatomeen, Infusorien etc. ernähren. Man wird sich bei dieser Gelegenheit davon überzeugen, dass im Tempo der Entwicklung große individuelle Schwankungen sich geltend machen; denn von Larven derselben Brut bieten einzelne jeweils einen Grad der Ausbildung dar, der von anderen erst geraume Zeit später erreicht wird. Noch sei erwähnt, dass es nothwendig ist, die Ulvastücke vor dem Einsetzen in reinem Seewasser abzuwaschen und sodann mit der Lupe die auf denselben befestigten Thiere abzusuchen, indem sonst letztere der Brut gefährlich werden.

Die Untersuchung der frischen Eier geschieht am besten unter einem mit Wachsfüßchen versehenen Deckglase bei ganz offener Irisblende mit Abbe'schem Condensor und sehr schiefem Hohlspiegel. Nur so gelingt es, bei den wenig Licht durchlassenden Eiern die Zellgrenzen einigermaßen scharf zum Ausdruck zu bringen. Die Untersuchung mit Oberlicht bietet keinerlei Vortheile dar.

Dass in den frühesten Stadien nur Eine Conservirungsflüssigkeit, nämlich die Lang'sche Sublimat-Essigsäure von der Eihaut durchgelassen wird, wurde bereits in der Einleitung hervorgehoben. Ich fand nach langem systematischem Experimentiren mit Lösungen verschiedener Concentration, Temperatur und verschiedenen Mischungsverhältnissen für das *Capitella*-Ei am günstigten: Sublimat in Seewasser 5% 3 Theile, Eisessig 1 Theil, und zwar kalt bei etwa $^1/_2$ stündiger Einwirkung. Diese erfolgt am besten so, dass man aus dem Salznäpfchen oder Uhrschälchen, in welchem sich die Eier befinden, das Seewasser bis auf ein paar Tropfen entfernt, dann in einem Schwall das Sublimatgemisch über die Eier gießt und sofort mit einer nicht zu engen Pipette letztere etwa 1 Minute lang im Gemische sanft in der Schwebe hält; andernfalls backen die Eier leicht zusammen,

oder das Gemisch dringt nicht gleichmäßig ein. Es sei erwähnt, dass dieselbe Procedur mit der Pipette auch für die späteren Stadien, ja sogar für die Larven noch mit Erfolg zur Anwendung gelangt. Die Mischung von Sublimat und Essigsäure geschieht am besten vor dem Gebrauche, da sich bei längerem Stehen derselben reichlich krystallinische Niederschläge bilden. Für die späteren Stadien, wo auch jede der üblichen anderen Conservirungsflüssigkeiten eindringt, habe ich verschiedene dieser zur Anwendung gebracht, bin aber schließlich zur Überzeugung gekommen, dass keine derselben mehr leistet als das Sublimatgemisch, welches ich daher für alle Stadien in erster Linie empfehle.

Nachdem sich in den Embryonen die definitive Muskulatur auszubilden begonnen hat, also etwa vom 8. Tage ab, pflegen sich dieselben bei Einwirkung der Sublimat-Essigsäure so stark zu contrahiren und zu verbiegen, dass ihre weitere Behandlung und Untersuchung, besonders aber ihre Orientirung für das Schneiden, sehr erschwert wird. Ich machte daher verschiedene Versuche mit anästhesirenden Mitteln und fand schließlich am besten wirkend eine etwa 2%ige Cocainlösung in Seewasser (Lösungen in Süßwasser maceriren!). Von dieser Lösung mischt man ein paar Tropfen dem Wasser, worin sich die Embryonen oder Larven befinden, zu, und auch in diesem Falle hält man letztere mit der Pipette in der Schwebe, da sie sonst leicht zu Klumpen zusammenbacken. Merkt man, dass die mit dem Absterben einhergehende Starre einzutreten beginnt, das heißt, haben sich die Embryonen oder Larven in erwünschter Weise gestreckt, dann saugt man rasch das mit Cocain versetzte Seewasser ab und gießt an seine Stelle das Sublimatgemisch. Bei der Berührung mit letzterem werden die Embryonen oder Larven mit einem Schlage milchig weiß, was auf einer Verbindung des Cocains mit Sublimat beruht. Die betreffenden Krystalle lösen sich später aber vollkommen im Alkohol wieder auf.

Nachdem das Sublimatgemisch etwa $^1/_2$ Stunde eingewirkt hat, bringt man das zu conservirende Material in Alcohol von 50%, nach einer weiteren $^1/_2$ Stunde in solchen von 70, nach ein paar Stunden in ebensolchen mit ein paar Tropfen Jodlösung versetzten (Marsalafarbe), und nach 24 Stunden endlich in solchen von 90%, wo es ebenfalls einen Tag hindurch zu verbleiben hat. Nun ist das Material zur Färbung und weiteren Behandlung geeignet.

Weitaus der belangreichste und schwierigste Theil der ganzen Eibehandlung liegt in der Färbung. Da das frische Material nur

bruchstückweise und auch da nur in den oberflächlichsten Schichten Einblick gestattet, so sind gut gefärbte Präparate von ganzen Eiern (Totalpräparate), welche nach Art der Schnitte ihrer ganzen Dicke nach durchmustert werden können, unerlässlich. Keine der zahlreichen üblichen Tinctionsmethoden gab mir aber zu diesem Zwecke befriedigende Resultate. Vor Allem mussten die wässrigen Lösungen wegen ihrer fatalen macerirenden Wirkung ausgeschlossen bleiben. Von den alkoholischen erwies sich das Mayer'sche Hämacalcium zwar sofort als das günstigste, aber in seiner typischen Zusammensetzung deckte es doch noch zu sehr, um als brauchbar gelten zu können. Da rieth mir dessen Erfinder, den (normal 2% betragenden) Zusatz von Eisessig zu steigern, womit denn auch geholfen war. Ich setzte bis 5% der Säure zu und erhielt schließlich Färbungen, die wenig mehr zu wünschen übrig ließen. Da das Hämatein leider ein noch durchaus je nach der Herstellung schwankendes Product darstellt, so vermag ich über das Maß der hinzuzusetzenden Säure keine bestimmten Angaben zu machen; es muss eben dieser Zusatz von Fall zu Fall ausprobirt werden, und man suche sich dann nur von dem so auf den Säurezusatz geprüften Farbstoffe eine genügende Quantität zu sichern. Auch über die Zeit der Einwirkung lassen sich keine bestimmten Vorschriften aufstellen, indem sich die Eier erstens um so langsamer färben, je jünger sie sind, und zweitens auch viele vom Materiale abhängige Schwankungen sich geltend machen. Immerhin lässt sich allgemein so viel sagen, dass 1—5 Minuten, je nach dem Alter der Brut, genügen. Unter allen Umständen werden die Eier durch diese Procedur überfärbt und, um günstige Resultate zu erreichen, müssen sie auch zunächst überfärbt werden. Nachdem das Hämacalcium die erforderliche Zeit hindurch eingewirkt hat, werden die Eier mit 70%igem Alcohol abgespült. Sodann kommen sie in 70%igen Alcohol, welcher 2% Aluminium nitricum aufgelöst enthält; am besten Abends, um die Nacht hindurch darin zu verbleiben. Am Morgen mustert man, nachdem die Flüssigkeit gewechselt worden, die Präparate unter dem Mikroskope, erkennt meist schon bei schwacher Vergrößerung scharf die Kerne, sowie die Zellgrenzen, und unterscheidet auch an der Farbe eventuell die verschiedenen nur sehr schwach tingirten Cytoplasmen. Hierauf kommen die Präparate zuerst auf ein paar Stunden in reinen 70%igen, sodann in 90%igen Alkohol und verbleiben da bis zur weiteren Behandlung.

Sollen Totalpräparate hergestellt werden, so kommen die

Eier (oder Embryonen, Larven) 6—12 Stunden in Alkohol absolutus und von da in Cedernöl. Dieses mir von meinem Collegen Paul Mayer mit Recht empfohlene Öl, welches entfernt nicht genug in der mikroskopischen Technik Anwendung findet, hat den Vortheil, dass es sich sowohl mit Alkohol als mit den verschiedensten anderen ätherischen Ölen sowie Balsamen vorzüglich mischt, tadellos aufhellt, nur sehr langsam verdunstet und — wenig kostet. Bringt man anstatt dessen die Eier oder Larven direct aus Alkohol in Xylol, so bleiben sie bei der Übertragung und weiteren Behandlung leicht an den Gefäßen und Pipetten hängen und sind nur schwer wieder flott zu bekommen. Um den Einschluss in Balsam so rationell und einfach wie möglich zu gestalten, habe ich Versuche gemacht, Canadabalsam in Cedernöl zu lösen, und diese Versuche sind vollkommen günstig ausgefallen. Man kann also das in Cedernöl aufgehellte Material direct in Cedernbalsam übertragen. Nur einen Nachtheil hat letzterer: er trocknet sehr langsam; noch nach Jahren lassen sich bei einigem Kraftaufwand die Deckgläser der betreffenden Präparate verschieben. Hat man diesen Nachtheil zu vermeiden, so kommen die Eier anstatt in Cedernbalsam in Xylolbalsam, worin sie eben so durchsichtig bleiben, da sich, wie erwähnt, Cedernöl mit Xylol ohne jede Spur von Trübung mischt.

Ich habe, um eventuell eine größere Aufhellung der immerhin ziemlich dicken Eier und Embryonen zu erreichen, viele Harze in verschiedenen Lösungen durchprobirt. Eines dieser, nämlich das Styresin (in Terpentinöl gelöst), hat mir für manche Zwecke gute Dienste geleistet, da es in merklich höherem Grade aufhellt. Nur hält es sich nicht lange, indem schon nach mehreren Monaten Trübungen aufzutreten beginnen, die immer mehr zunehmen, bis nach ein paar Jahren das Präparat durchaus unbrauchbar geworden ist.

Auch von der im Vorhergehenden gerühmten Färbung mit Hämacalcium muss ich leider noch hervorheben, dass dieselbe nur für 2—3 Jahre verlässlich ist, sodann aber merklich abzublassen beginnt. Diese Verfärbung wird unzweifelhaft dadurch hervorgerufen, dass die ätherischen Öle und Balsame sauer reagiren. Gelänge es, diese durchaus neutral herzustellen, so wäre wohl sicher dem erwähnten Übelstande abgeholfen. Ich will nicht unerwähnt lassen, dass ich zahlreiche Öle und Balsame auf ihre Reaction geprüft und alle mehr oder weniger sauer befunden habe. Am günstigsten noch verhielt sich von den Ölen Cedernöl und Xylol, jedenfalls viel günstiger als Terpentin- und Nelkenöl.

Bei dem zum Schneiden bestimmten Material kommt natürlich entfernt nicht so viel auf die Durchsichtigkeit der Färbung an. Man kann sich daher auch nach Belieben der Carmine etc. bedienen. Aber schließlich habe ich doch auch für diesen Zweck das Hämacalcium weitaus als das günstigste befunden. Nur muss man selbstverständlich stärker färben und nur kurze Zeit mit Alum. nitr. ausziehen. Beim Einbetten verfuhr ich so, dass ich die Objecte aus dem absoluten Alkohol zunächst in Xylol (das mehrmals gewechselt wurde) übertrug; dann wurde etwa $^2/_3$ dieses abgegossen und durch eine Mischung von $^1/_2$ Xylol + $^1/_2$ Paraffin ersetzt; nach einer Stunde durch eine solche von etwa $^1/_4$ Xylol und $^3/_4$ Paraffin, sodann durch das weichste Paraffin, und schließlich durch das zum Einbetten bestimmte. Die Orientirung geschah auf dem Paraffinblock mit warmer Nadel.

Wenn die Schnitte aufgeklebt und aufgehellt sind und den Alkohol absolutus passirt haben, so kommen sie zur Doppelfärbung in Alkohol von 90%, dem ein wenig Eosin zugesetzt ist. Wenige Secunden genügen, und sollte es sich nach Abspülen des Objectträgers in reinem Alkohol von 90% zeigen, dass überfärbt ist, so lässt man sie in diesem Alkohol, bis der erwünschte Farbton erreicht ist, was man leicht bei einiger Übung auf dem gegen das Licht gehaltenen Objectträger zu entscheiden vermag. Diese Doppelfärbung ist aus dem Grunde von unschätzbarem Werthe, weil in der Regel ausschließlich der Dotter durch das Eosin gefärbt wird und sich daher sowohl bei Embryonen als Larven stets roth von den (vorher in toto) ausschließlich blaugefärbten Zellen und Geweben abhebt. Diese Eosinfärbung ist, wie sich aus meinen viele Jahre alten Präparaten ergiebt, überdies durchaus haltbar.

Schließlich möchte ich noch von der Anfertigung der Präparate erwähnen, dass es, um die Eier, Larven (und auch die Schnitte) vor Druck zu schützen, nothwendig ist, Schutzleisten unter dem Deckglase anzubringen. Ich bediente mich verschieden dicker Glasstreifen, die auf ihrer Unterseite mit Cedernöl befeuchtet und (vor dem Auftragen des Balsams) in entsprechender Entfernung von einander auf den Objectträger gelegt wurden.

Zweiter Theil.

I. Das Ectoderm.

1. Cuticula und Eihaut.

Autoren, welche eine Umwandlung der Eihaut in die Cuticula annehmen. Solche, die ihr nur einen provisorischen Charakter zuerkennen. Solche, die eine förmliche Häutung vertreten. Theoretische Schwierigkeit jener Umwandlung der Dotterhaut. Häutung und Neubildung der Cuticula bei Capitella. Kritik der Auslegung des Verhaltens von Spio.

Die meisten Autoren, welche sich mit der Entwicklungsgeschichte von Anneliden beschäftigt haben, geben an, dass aus der Eihaut die Cuticula des Wurmes hervorgehe. So sagt Salensky (82a pag. 591) von *Nereis cultrifera*: ». . . je ferai observer que la membrane vitelline de *N. cultrifera* come celle de la plupart des Annélides, s'accole au corps et en devient la cuticule. Elle ne s'applique à la surface de l'hypoderme qu'au dernier jour de l'évolution ovulaire, quand l'embryon commence à s'allonger. Jusque-là un éspace considérable séparait la membrane vitelline de la surface dorsale de l'embryon.«

Ferner Braem (93 pag. 219) von *Ophryotrocha puerilis*: »Wenige Tage nach Beginn der Furchung tritt uns das Ei als frei bewegliche Larve entgegen. Da sich die Eihaut ganz allmählich in die Cuticula der Larve umwandelt, so lässt sich kein bestimmter Zeitpunkt als Augenblick der Geburt angeben. Embryonalentwicklung und Larvenzustand gehen unmerklich in einander über.«

Sodann Malaquin (93 pag. 426) von Syllideen: »Comme J. Barrois et Viguier, j'ai constaté que la membrane vitelline de l'oeuf devenait la cuticule de la larve.«

Weniger bestimmt drückt sich Wilson (92 pag. 398) über *Nereis limbata* aus: »As in the case of many other Annelids, the cilia are put forth through pores in the egg-membrane, which appears to persist as the cuticle of the adult worm.«

Und nur eine provisorische Cuticula lässt aus der Eihaut hervorgehen Hatschek (85 pag. 18) bei *Eupomatus uncinatus*: »Die Ectodermschicht ist nach außen noch von der als provisorische Cuticula fungirenden Eimembran umkleidet.« Ferner (ibid. pag. 24) für die verwandte Larve vom Faro: »Die Eihaut fungirt als provisorische

Cuticula, so wie es bei *Eupomatus uncinatus* beobachtet wurde, und wie es ja bei Annelidenlarven sehr allgemein vorkommt.«

Eine derjenigen der vorhergehenden Autoren ganz entgegengesetzte Auffassung könnte man bei v. Drasche (85 pag. 5) vermuthen; denn er sagt: »Nach etwa 24 Stunden hat der Embryo [von *Sabellaria*] eine unregelmäßige, eiförmige Gestalt mit einem Wimperschopf am Scheitelpol und einem zarten Cilienkranz um die Mitte. Die Eihaut hängt nur mehr an wenigen Punkten fest, während sich um die Larve selbst eine feine Cuticula gebildet hat.« Aber wenige Seiten weiterhin schreibt derselbe Autor (l. c. pag. 8) über *Hermione*: »Dreißig Stunden nach der Befruchtung ist ein Analwimperkranz vorhanden und die Larve schwimmt nun äußerst lebhaft herum. Die Eihaut hat sich an einigen Stellen von dem Körper abgehoben, verschmilzt jedoch später wieder mit demselben und wird zur Cuticula des erwachsenen Thieres.«

Schlechtweg sich der Eihaut entledigen, und zwar zur Zeit, wo (ähnlich wie bei *Capitella*) die allgemeine Bewimperung auftritt, lässt den Embryo von *Terebella* Milne-Edwards (15 pag. 150): »C'est dans cet état d'imperfection extrême que les jeunes Térébelles se dépouillent de la tunique vitelline de l'oeuf, qui parait être resorbée.«

Gegen welche Angabe aber Claparède & Mecznikow (69 pag. 195), indem sie auf das »qui parait être« Nachdruck legen, geltend machen: »Das Schicksal der Dotterhaut scheint er [Milne-Edwards] also mehr erschlossen als beobachtet zu haben. Hier [bei *Terebella*] hat zwar die Dotterhaut keine eigene Structur, an der man sie überall erkennen könnte. Indessen erlaubt die Analogie — da wir niemals ein Abstreifen der Dotterhaut wahrnehmen konnten — anzunehmen, dass die Dotterhaut zur Embryonalcuticula wird.«

Ohne jedwede Einschränkung äußert sich Goette (82 pag. 93): »Schließlich muss ich noch besonders hervorheben, dass die Dotterhaut der *Spirorbis nautiloides* nicht mit dem Ectoderm verwächst, sondern von der ausschlüpfenden Larve zurückgelassen wird.« Und weiterhin pag. 94: »Ferner habe ich an den Embryonen von *Nereis* gefunden, dass jene Verbindung [der Dotterhaut mit dem Ectoderm] nicht die ganze Dotterhaut betrifft, sondern Theile derselben im Bereiche der Schlundeinstülpung und der Sinnesorgane davon ausgeschlossen bleiben und wahrscheinlich allmählich verloren gehen. Dies lässt aber vermuthen, dass die Dotterhaut auch dort, wo sie mit dem Ectoderm verschmilzt und alsbald unkenntlich wird, sich nicht dauernd erhält, sondern ebenfalls allmählich schwindet.«

Kurz danach Wilson (83 pag. 284): »The embryo [von *Chaetopterus*] gradually elongates and at some time between the twelfth and eighteenth hours becomes everywhere covered with cilia. These do not, however, perforate the egg membrane, as in the cases already described. During the segmentation the membrane separates more and more from the embryo and finally disappears.« Offenbar im Hinblick auf die vielen entgegengesetzten Angaben schreibt dann Wilson im allgemeinen Theil derselben Abhandlung (l. c. pag. 295): »The persistence in some cases of the chorion as the larval cuticle is a remarkable occurrence, entirely confined, so far as known, to the Chaetopoda and Gephyrea, and by no means universal among them. Some doubt has been cast upon the accuracy of observations relating to this point; but it has been seen in so many cases and by so many different observers, that it is impossible not to accept it as a fact.«

Schließlich möchte ich diesen natürlich entfernt nicht auf Vollständigkeit Anspruch erhebenden Litteraturangaben noch eine Äußerung von Claparède & Mecznikow (69 pag. 168) hinzufügen, weil sie gerade sicherlich viel dazu beigetragen hat, Diejenigen, die eine Continuität von Dotterhaut und Cuticula für möglich halten, in ihrer Meinung zu bekräftigen. »Bei den Spioniden«, so schreiben genannte Autoren, »lässt sich eine sehr merkwürdige Thatsache mit Bestimmtheit feststellen, die von verschiedenen Seiten bereits hervorgehoben, welche aber in die Wissenschaft noch nicht definitiv aufgenommen wurde. Wir meinen nämlich die Verwandlung der Dotterhaut in die Larvenhaut. Die Dotterhaut bedeckt sich nämlich mit Cilien und wird zur äußeren Hülle der freischwimmenden Larve. Bei vielen Spioniden kann hierüber kein Zweifel obwalten, weil die Dotterhaut von Anfang an, d. h. von der frühesten Bildung in den Eidrüsen an, so ausgezeichnete Merkmale darbietet, dass sie beim ersten Blick zu erkennen ist. Sie erscheint nämlich ganz eigenthümlich chagrinirt, eine Zeichnung, die von zahlreichen kleinen Papillen herrührt, welche sich bei gewissen Species zu namhaften Warzen ausbilden. Später findet man bei den jungen Larven die chagrinirte, resp. papilläre Haut wieder, und zwar als äußere, die Wimperreihe und Wimperbüschel tragende Larvenhaut. Dieser Übergang der Dotterhaut in die Larvenhaut darf übrigens nicht für alle Anneliden behauptet werden. Bei vielen wird dagegen die Larve erst durch Zerreißung der Dotterhaut frei, wie wir es selbst z. B. bei *Spirorbis*, *Dasychone*, *Fabricia* etc. beobachteten.«

Mit der gegenwärtig herrschenden Auffassung der Genese

und Bedeutung cuticularer Gebilde waren mir alle jene Angaben, denen zufolge sich die Eihaut in die Cuticula, sei es der Larve, sei es des Wurmes umwandeln soll, stets schwer vereinbar erschienen. Wie hat man sich eigentlich den Process vorzustellen, der die jeder Activität entbehrende Eimembran dazu befähigen soll, jene innige Verbindung mit dem zum vielzelligen Wesen gegliederten Keime einzugehen? In Folge solcher Zweifel habe ich das Verhalten der Eihaut in den ersten Entwicklungsstadien fortdauernd im Auge behalten und schließlich auch meine Bedenken durchaus gerechtfertigt gefunden; denn bei *Capitella* wird, wie ich im ersten Theil nachgewiesen habe (vergl. pag. 44 und 57), die Eihaut am 3. Tage, nach vollendeter Gastrulation, und unmittelbar bevor die allgemeine Bewimperung des Embryos auftritt, abgeworfen, und bevor sich dieser Act vollzieht, lässt der zum Ausschlüpfen bereite Embryo auch schon die neugebildete Cuticula erkennen. Ich hege die Zuversicht, dass, sobald nur das Augenmerk speciell hierauf gerichtet wird, auch noch weitere Fälle von Häutungen des Embryos zur Beobachtung gelangen und dementsprechend die Angaben über die Verwandlung der Eihaut in die Cuticula der Larve oder des Wurmes allmählich aus der Litteratur verschwinden werden. Was nun aber die zuletzt citirten Beobachtungen Claparède's & Mecznikow's an *Spio* betrifft, die ja die Umwandlung der Eihaut in die Larvenhaut geradezu zu beweisen scheinen, so können dieselben einer kritischen Betrachtung doch nicht Stand halten; denn zwei Fälle sind möglich: entweder könnte der vielzellige Embryo, eben so wie das einzellige Ei eine chagrinirte Eihaut, auch eine chagrinirte Cuticula secerniren, oder aber, und dies ist wahrscheinlicher, das Chagrin der Cuticula könnte einfach einen Abdruck des Musters der darüber liegenden noch nicht abgeworfenen Eihaut darstellen. Hoffentlich werden eingehende Untersuchungen an Eiern und Larven von Spioniden Aufklärung hierüber verschaffen.

2. Epidermis und larvale Drüsen als Excretionszellen.

Die Epidermis. Ihre Abstammung von Elementen des Kreuzes, der Bauchplatten und des Trochsystems. Ephemere Hautgebilde. Unfertige Structur der Larvenhaut.

Das Material zum Aufbau der Epidermis des Wurmes wird von drei verschiedenen Anlagen geliefert, nämlich 1) von einem Theile jenes wegen der Anordnung seiner Zellen als Kreuz bezeichneten Zellen-

complexes, der zugleich die Anlage des Cerebralganglions darstellt, 2) von den vorwiegend im Aufbaue des Bauchstranges und der Chätopodien aufgehenden Bauchplatten und 3) endlich von Elementen des Trochsystems.

Aus dem ersten Componenten, dem Kreuze, also aus der Zellengeneration des 1. Mikromeren-Quartetts (vergl. pag. 28), entsteht die gesammte oberhalb des Prototrochringes gelegene Epidermis, oder, wenn wir den Embryo nach der bekannten Achsenverschiebung ins Auge fassen (nämlich nachdem die bisherige dorso-ventrale Gastrulaachse annähernd zur Längsachse des künftigen Wurmes verschoben ist), die Epidermis des Prostomiums. Dass die betreffende Anlage in der That cerebro-epidermoidal ist, geht schon zwingend aus der einen Thatsache hervor, dass zur Zeit, wo das Gehirn eine undifferenzirte, vielschichtige Zellenplatte, die Scheitelplatte, darstellt, die oberflächlich gelegenen späteren Epidermiszellen und die tiefer gelegenen späteren Cerebralzellen noch gar nicht von einander geschieden sind.

Der zweite Component, die Bauchplatten, oder der Haupttheil der *X*- und *M*-Generationen, liefert die gesammte unterhalb des Prototrochringes gelegene Epidermis, resp. im Hinblicke auf die Orientirung des Embryos nach der erwähnten Achsenverschiebung die Epidermis des Somas und des Pygidiums, und zwar so, dass die betreffenden *M*-Zellen mehr für den ventralen, die betreffenden *X*-Zellen dagegen mehr für den dorsalen Abschnitt das Material liefern. Auch in diesem Falle wird die gemeinsame Abstammung von Bauchstranganlage einer- und Epidermisanlage andererseits unzweideutig dadurch erwiesen, dass überhaupt erst vom 9. Tage ab die Scheidung beider allmählich zur Durchführung gelangt (vergl. pag. 68).

Nur einen sehr geringen Antheil endlich am Aufbau der Epidermis nimmt, seiner geringen eigenen Ausdehnung entsprechend, der dritte Component, das Trochsystem. Das Neurotrochoid wird unter Schwund seiner Cilien und unter jedenfalls nur geringer Modification seiner Zellen als solches der Epidermis einverleibt, und zwar bildet es seiner Lage nach den median-ventralen, speciell den Bauchstrang bedeckenden Hautstreif. Auch das gesammte den Paratroch constituirende Zellenmaterial geht in der Epidermisbildung auf, aber schon unter tiefer greifenden Umwandlungsprocessen, indem nicht nur die Cilien abgeworfen werden, sondern auch die Zellen selbst zugleich eine bedeutende Form- und Structurveränderung erfahren. Vom Prototroch endlich sind es wahrscheinlich nur die

basalen Theile der ihn constituirenden Zellen, die mit in die Epidermis der Larve übernommen werden, indem außer den Cilien auch noch die distalen Abschnitte, also jene homogenen Platten der Trochzellen, mit abgeworfen werden (vergl. pag. 80—81).

Noch ein weiterer Component der larvalen Haut, nämlich die im nächsten Abschnitt zu erörternden, hauptsächlich im Prostomium und Pygidium gehäuft stehenden, umfangreichen larvalen einzelligen Drüsenkörper erfahren, und zwar ebenfalls zur Zeit, wo sich das Trochsystem zurückbildet, bedeutende Umformungen, wobei Zellen und Drüsen gewöhnlichen Kalibers ihre Stelle einnehmen. Es ist natürlich schwer, zu entscheiden, ob und in wie weit solche nur zu vorübergehender Existenz bestimmte Elemente in reducirtem oder modificirtem Zustande weiter existiren; doch spricht wenigstens in Bezug auf die kolossalen Drüsen des Prostomiums viel dafür, dass sie gemeinsam mit Theilen des Prototrochs abgeworfen werden oder zu Grunde gehen (vergl. pag. 81).

Aber auch die so von ihren ephemeren Elementen befreite Haut ist noch von ihrer definitiven Structur weit entfernt. Wir haben ein reguläres Epithel vor uns, in welchem Zellen von gewöhnlichem, sowie solche von mehr drüsigem Ansehen mit einander abwechseln; von dem künftigen Contraste zwischen ausgesprochenen Drüsen- und Fadenzellen ist aber noch nichts zu sehen, so dass diese Ausbildung mit zu den spätesten Processen der Entwicklung gehört.

Larvale Drüsen. Ihre Function als Excretionszellen. Vergleich mit ähnlichen Gebilden bei Lumbriciden. Vergleich mit den Schleimdrüsen von Amphitrite. Beziehungen zwischen Excretionszellen und ectodermalen Vornieren bei Anneliden und Mollusken. Vorkommen massenhafter Drüsen im Bereiche des Gehirns bei erwachsenen Turbellarien.

Vom 6. Tage der Entwicklung an treten in den Embryonen, und zwar zunächst in der Region des Prostomiums und Pygidiums zahlreiche umfangreiche einzellige Drüsen auf. Am 7. Tage ließen sich auch, allerdings nur vereinzelt, solche in gewissen Regionen des Somas nachweisen, und am 9. bis 10. Tage haben viele dieser Drüsen, vor Allem diejenigen des Prostomiums und Pygidiums, so gewaltige Dimensionen angenommen, dass sie nach innen die Epidermis durchbrechen und die benachbarten Organe, nämlich vorn das Gehirn und hinten den Darm, sowie die Sprossungszonen vor sich her drängen. Diese Volumentfaltung erfährt im weiteren Verlaufe der Ent-

wicklung noch eine fortdauernde Steigerung, bis sie bei etwa 4 bis 5 Tage alten Larven ihren Höhepunkt erreicht hat, um sodann ziemlich rasch einer Rückbildung Platz zu machen, die wenigstens vorn, wie im vorigen Abschnitt schon erwähnt wurde, mit der gleichzeitig erfolgenden Rückbildung des Trochsystems einhergeht (vergl. pag. 58, 59, 72 und 81).

Wir haben es also mit larvalen Gebilden zu thun, und es fragt sich nur, welche Function es ist, der dieser so mächtige Apparat vorübergehend zu dienen hat, ferner welcherlei morphologische Dignität ihm zukommt.

Dass diese glashellen, Schleimdrüsen ähnlichen Zellen dazu berufen sein sollten, so wie bei den erwachsenen Thieren, schlechtweg Schleim abzusondern, ist nicht wahrscheinlich; denn es ist nicht einzusehen, wozu ein solches Absonderungsproduct dienen sollte. Überdies bilden sich ja gerade zur Zeit, wo man an einen Nutzen solcher Absonderung denken könnte, nämlich nach dem Schwunde des Trochsystems, wo dann die Larven zu Boden sinken, diese Drüsen zurück. Eben so wenig ist an die Absonderung cuticularer Fadensecrete zu denken, und so kam ich auf den Gedanken, dass wir es mit excretorisch thätigen Zellen zu thun haben könnten.

Dieser Gedanke ist nicht neu; denn Vejdovský (88—92 pag. 335) hat von verschiedenen Lumbriciden ebenfalls sehr voluminöse drüsige Zellen beschrieben, welche bald früher (schon während der Furchung), bald später Canälchen ausbilden, in denen sich eine Flüssigkeit ansammelt, die durch einen Porus nach außen entleert wird. Und diese ursprünglich selbständig functionirenden Epiblastelemente verbinden sich weiterhin speciell bei *Allolobophora trapezoides* mit den larvalen, im Blastocöl eingeschlossenen Vornieren, so dass über die excretorische Function der fraglichen Zellen gar kein Zweifel walten kann. Diese Zellen nun hat Vejdovský Excretionszellen genannt, und ihnen halte ich denn auch die von mir unter gleichem Namen beschriebenen Zellen des *Capitella*-Embryos für vergleichbar.

Weiter halte ich auch die von Meisenheimer (96 pag. 447) bei *Limax* während der Furchung beobachteten, mit Flüssigkeit gefüllten Hohlräume für hierher gehörig, wie denn ja auch genannter Autor die allmählich auf die ectodermale Hälfte des Keimes sich beschränkenden Hohlräume als Excrethöhlen und die Flüssigkeit als Excret der Furchungszellen auffasst.

Dass bei *Capitella* die Excretionszellen zu einer so mächtigen

Entwicklung gelangen, könnte dadurch verursacht werden, dass es bei ihr überhaupt nicht zur Ausbildung einer Vorniere kommt, und im Hinblicke auf solchen Zusammenhang zwischen Excretionszellen und Vorniere, resp. auf eine Substitutionsfähigkeit beider, möge an das bereits oben pag. 32 erwähnte Factum erinnert werden, dass nach MEAD (94 pag. 468) bei *Amphitrite* aus den Zellen des Kreuzes *c* 15 und *d* 15, also aus denselben Zellen, aus welchen sich bei *Nereis* nach WILSON (92 pag. 402) ein Vornieren ähnliches Organ entwickelt, Ein Paar colossaler Schleimdrüsen hervorgeht[1].

Wie für so manche andere Punkte der Entwicklung so bieten auch für diese uns beschäftigenden Zellen insbesondere die Mollusken Vergleichbares dar. Nachdem nämlich bei diesen schon von zahlreichen Autoren ebenfalls ectodermale Drüsen als im Dienste einer excretorischen Function stehend erachtet worden waren, unterscheidet in einer vor Kurzem erschienenen Abhandlung v. ERLANGER (93 pag. 8) geradezu ectodermale äußere und mesodermale innere Urnieren, und gleichzeitig beschreibt auch HEYMONS (93 p. 287) von *Umbrella* solche Drüsen als ectodermales Excretionsorgan. Wegen des Näheren verweise ich auf die beiden citirten Schriften, in denen die in Betracht kommenden morphologischen Fragen ausführlich erörtert werden.

Schließlich möchte ich noch in Bezug auf die bei *Capitella*-Embryonen so massenhaft im Bereiche des Gehirns vorkommenden Drüsen daran erinnern, dass Ähnliches bei verschiedenen ausgewachsenen Platoden, insbesondere aber bei acölen Turbellarien vorkommt. Nachdem die fraglichen Gebilde durch DELAGE (86 pag. 132—138) als »organe frontal« beschrieben und als Sinnesorgan gedeutet worden waren, hat v. GRAFF (91 pag. 40—46) nachgewiesen, dass es sich um Drüsen handelt. »Die Massenhaftigkeit der in der Umgebung des Gehirns im Parenchym eingebetteten Stirndrüsen«, sagt genannter Autor l. c. pag. 43,

[1] Erst nachdem Obiges niedergeschrieben und bereits druckfertig war, erhielt ich MEAD's ausführliche Abhandlung, und aus ihr sei an dieser Stelle hervorgehoben, dass der Autor (97 pag. 286) bei *Amphitrite* die Beobachtung gemacht hat, dass auch Zellen der vorderen (ventralen) Arme des Kreuzes die Tendenz zeigen, einzusinken, um ventrale Schleimdrüsen zu bilden. Für den Fall, dass diese Interpretation richtig ist, so böte die Anordnung der Drüsen, wie MEAD mit Recht betont, das Bild einer quadriradialen Symmetrie in der Trochophora dar.

»ist manchmal erstaunlich.« Über die Function dieser Drüsen ist v. Graff der Ansicht, dass ihr Secret zum Angriffe und zur Vertheidigung, außerdem aber auch zum Spinnen dienen könnte.

3. Das Trochsystem.

Allgemeine Bewimperung des Embryos. Vergleich mit anderen teletrochen sowie mesotrochen Annelidenlarven.

In Anbetracht, dass es noch immer fraglich erscheint, ob wir in den sogenannten atrochen Annelidenlarven mit mehr oder weniger gleichmäßiger Bewimperung ein phylogenetisch älteres, dem mit distincten Trochen ausgerüsteten vorausgehendes Stadium zu erblicken haben, wie ja schon die Thatsache nahe legt, dass so viele Larven niederer Wirbellosen lediglich eine solch gleichmäßige Bewimperung aufweisen, war mir die Erfahrung von Interesse, dass die Embryonen von *Capitella* nach ihrem Abwerfen der Dotterhaut am größten Theil ihres Leibes mit überaus zarten Cilien bedeckt sind, Cilien, die allerdings noch am selben Tage, und zwar sobald als die provisorischen Troche in Function treten, wieder verschwinden. Eine ähnliche nur vorübergehende allgemeine Bewimperung kommt auch für den Fall, dass, wie Häcker (96 pag. 113) aus der Darstellung von Salensky schließt, es sich nicht bloß um eine sehr verbreiterte Prototrochanlage handelt, noch einer anderen telotrochen Larve, nämlich der von *Terebella* zu. Unzweifelhaft gleichmäßig bewimpert sind dagegen gewisse mesotroche, wie die von *Chaetopterus* (vergl. Wilson 83 pag. 284), und bei diesen bleibt der holotroche Zustand auch nach der Ausbildung der Troche bestehen. Es wären daher diese Formen wohl auch die geeignetsten, um über etwaige Beziehungen zwischen dem allgemeinen Wimperkleide und dem Trochsysteme Untersuchungen anzustellen. Was mich veranlasste, dieser Sache ein besonderes Kapitel zu widmen, ist die Vermuthung, dass, wenn erst die Aufmerksamkeit der Forscher auf diesen Punkt gerichtet wird, vielleicht noch andere Larven, die bisher schlechtweg als telotroch beschrieben wurden, ein holotroches Durchgangsstadium aufweisen werden.

Der Prototroch. Seine langsame Entwicklung. Provisorisch functionirender kleinzelliger Ring. Ähnliches Verhalten bei Chaetopterus. Aufbau des definitiven Prototrochs aus 3 Zellreihen. Vergleich mit Lopadorhynchus. Grosse Zahl der die Wimperreife constituirenden Zellen. Structur dieser. Ähnliches Verhalten des Paratrochs von Chaetopterus. Die Genese des Prototrochs. Verhalten der Trochoblasten. Die Genese des kleinzelligen Prototrochringes. Das Prototrochnervensystem. Der Prototrochmuskel. Seine Abstammung. Rückbildung des Prototrochs und theilweise Einverleibung in die Epidermis. Vergleich mit anderen Anneliden.

Was in Bezug auf den Prototroch von *Capitella* in erster Linie auffällt, ist seine langsame Entwicklung; denn während derselbe bei *Nereis* schon 10 Stunden nach der Befruchtung in Function tritt, geschieht das bei unserer Form erst am 5. Tage. Allein *Aricia* scheint von den bisher untersuchten Formen sich ähnlich zu verhalten, indem nach Salensky (83 pag. 199) auch bei dieser Annelide erst am 5. Tage das Organ zu functioniren beginnt.

Ein zweiter bemerkenswerther Punkt ist die Thatsache, dass vor dem definitiven großzelligen Prototroche mit seinen kräftigen Wimpern ein unmittelbar davor gelegener kleinzelliger, mit sehr feinen Cilien besetzter provisorischer zur Ausbildung gelangt. Nur für kurze Zeit, nämlich vom Ende des 4. Tages bis zum 5., functionirt derselbe, worauf dann der definitive in Thätigkeit tritt (vergl. pag. 45). Ob das durch Wilson beschriebene Verhalten der mesotrochen *Chaetopterus*-Larve (83 pag. 285), wo ein zuerst gebildeter Wimpergürtel sich zurückbildet, und ein zweiter, dahinter gelegener zur Ausbildung gelangt, eine verwandte Erscheinung darbietet, muss ich dahingestellt sein lassen. Genannter Autor sagt: »The appearance of a provisional belt of cilia, which afterwards disappears and is replaced by another, may perhaps have some ancestral bearing.«

Bei *Capitella* bezieht sich übrigens das »provisorisch« eigentlich nur auf die Cilien, indem die Träger dieser, also die den betreffenden Wimpergürtel zusammensetzenden Zellen, als solche erhalten bleiben, ja man kann sogar, sobald der definitive Trochring in Function getreten, unmittelbar davor 2 Reihen kleiner Zellen unterscheiden, so dass also auf den ganzen Prototroch, ähnlich wie bei *Lopadorhynchus* und verschiedenen anderen Anneliden (vergl. Kleinenberg 86 pag. 37—44, der das hierüber Bekannte kritisch resumirt),

3 Zellreihen kommen. Bei *Lopadorhynchus* tragen aber sämmtliche 3 Gürtel gleichzeitig Wimpern, nämlich der großzellige starke Geißeln und die kleinzelligen zarte Cilien. Es ist nun die Frage, welches Verhalten den ursprünglichen Zustand darstellt, mit anderen Worten, ob bei *Lopadorhynchus* (und den ähnlich sich verhaltenden Formen) die »provisorischen« Zellgürtel fortfahren, neben dem definitiven zu fungiren, oder aber, ob bei *Capitella* von den zwei kleinzelligen Reifen des Wimperapparates nur noch einer, und zwar provisorisch in Function tritt.

Die Prototroche der meisten hierauf untersuchten Anneliden pflegen selbst im ausgebildeten Zustande in allen Reifen ihrer Gürtel aus einer relativ sehr geringen Zahl durch ihre Größe hervorragender Zellen zu bestehen. Ich verweise in dieser Hinsicht auf die betreffenden Angaben KLEINENBERG's (86 pag. 37—44) und WILSON's (92 pag. 397). Bei *Capitella* dagegen lässt der provisorische Gürtel vom Anfange seines Functionirens an schon sehr viele Zellen erkennen, und im definitiven großzelligen Ringe scheint sogar noch während seines Functionirens die Vermehrung der ihn zusammensetzenden Zellen bis zum Höhepunkte seiner Entwicklung fortzudauern, so dass zuletzt dieser Reif aus einer sehr großen Zahl eigenthümlich gestalteter Zellen besteht. Die distalen Abschnitte dieser stellen nämlich überaus regelmäßig neben einander geordnete, homogene Prismen von rhombischem Querschnitte dar, welche in einen mit wenig Plasma umgebenen Kern übergehen und basal in einen fadenförmigen Ausläufer enden (vergl. pag. 62 und 66). Von allen bekannten Trochen scheinen nun allein die Trochе der Chätopteriden sich denjenigen von *Capitella* ähnlich zu verhalten. KLEINENBERG (86 pag. 50) sagt im Laufe seiner betreffenden vergleichenden, der *Lopadorhynchus*-Monographie eingefügten Untersuchung: »Auch der innere Bau dieser Paratroche [nämlich der Chätopteridenlarven] weicht stark von dem der anderen Chaetopoden ab. Er besteht aus einer sehr großen Anzahl schmaler senkrecht gestellter Platten, die auf Querschnitten der Larve von verhältnismäßig breiten Zwischenräumen getrennt erscheinen« etc. Es genügt, des citirten Autors Querschnitt durch eine *Phyllochaetopterus*-Larve (l. c. Taf. 16 Fig. 80) mit unseren Fig. 95, 110 und 110*a* zu vergleichen, um die Structurähnlichkeit zwischen beiden zu erkennen.

Wir haben WILSON (92 pag. 395—399) den ersten Nachweis der Genese eines (großzelligen) Prototroch-Ringes zu verdanken. Es sind die ersten Theilungsproducte des 1. Mikromeren-Quartetts, also

a11—d11, welche als Trochoblasten sich zunächst in 8 und dann in 16 Zellen theilen, von denen aber bei *Nereis* nur 12 in den Prototrochring eingehen, indem deren 4, nämlich a1122—d1122, durch entsprechend senkrecht auf den Ring erfolgende Theilungen ausgeschaltet werden (vergl. pag. 24). Ich konnte zwar bei *Capitella*, in Anbetracht, dass der Prototroch erst am 5. Tage, wo der Embryo schon so weit in seiner Entwicklung fortgeschritten ist, in Function tritt, die Identität zwischen den entsprechenden Furchungszellen und Prototrochzellen nicht eben so Schritt für Schritt verfolgen wie Wilson an seinem hierfür so viel geeigneteren Objecte, nehme aber doch keinen Anstand, den gleichen Ursprung zu vertreten (vergl. pag. 45), weil sich die Trochoblasten bei unserer Form anfänglich durchaus übereinstimmend verhalten. Dazu kommt, dass Wilson (92 Appendix pag. 457) wenigstens den Beginn der Trochbildung ähnlich bei *Polymnia*, *Spio*, sowie *Aricia* und Mead (94 pag. 467) bei *Amphitrite* und *Clymenella* nachweisen konnten, und als interessante negative Instanz endlich, dass ebenfalls Mead (95 pag. 317) gefunden hat, dass bei *Chaetopterus*, dem ein Prototroch abgeht, die betreffenden von den Trochoblasten abstammenden Zellen ohne Unterbrechung sich weiter theilen. Nur den einen Unterschied habe ich für *Capitella* zu constatiren, dass nicht wie bei *Nereis* bloß 12, sondern alle 16 Theilungsproducte der Trochoblasten in die Bildung des Wimperringes eingehen, und ähnlich verhalten sich auch nach Mead (94 pag. 467) *Amphitrite* und *Clymenella*. Aus der Thatsache aber, dass sich bei *Capitella* in einzelnen Fällen Zellen des Prototrochringes in solcher Richtung getheilt fanden, die bei *Nereis* jene Ausschaltung von 4 Zellen, resp. die Zwölfzahl des Ringes zur Folge hat, lässt sich schließen, dass das bei dieser Form bestehende Verhalten das ursprüngliche und das bei den anderen genannten bestehende das modificirte darstellt.

Durchaus noch auf Vermuthungen ist das beschränkt, was sich über die Genese der kleinzelligen Trochringe (bei *Capitella* also des provisorischen Prototrochs) sagen lässt. Wilson (92 pag. 399) weist, unter scharfer Betonung des mangelnden Beweises, auf die 4 aus dem Hauptringe ausgeschalteten Zellen (a1122—d1122) sowie auf die Producte der intermediären Gürtelzellen (a12—d12) als mögliche Bildner des kleinzelligen Ringes von *Nereis* hin, und Mead (94 pag. 467) lässt den Prototroch von *Amphitrite* später durch die Hinzufügung von 9 Zellen des 2. Mikromeren-Quartetts completirt werden.

In Bezug auf *Capitella* vermuthe ich, dass es die intermediären Gürtelzellen sind, welche das Material für die kleinzelligen Ringe des Prototrochs liefern, allerdings nur die vorderen Gürtelzellen a^{12} und b^{12}, indem ich weiter vermuthe, dass c^{12} und d^{12} für den kleinzelligen Paratrochring in Anspruch genommen werden. In dieser Ansicht wurde ich, abgesehen von den dafür sprechenden negativen Instanzen, insbesondere dadurch bestärkt, dass einzelne der genannten Gürtelzellen schon frühzeitig ähnlich den nachweislichen besonderen Organbildnern (Teloblasten) eine auffallend rasche Vermehrung erfahren (vergl. pag. 46).

Erst vom 7. Tage der Entwicklung an, zur Zeit, wo die großen Prototrochzellen ihre Differenzirung in die regelmäßig neben einander geordnet liegenden, homogenen Platten mit den kräftigen Geißeln erfahren haben, kommt bei *Capitella* das Prototrochnervensystem zum Vorscheine. Unsere Kenntnisse von diesem Nervensystem sind im Wesentlichen noch auf das beschränkt, was uns KLEINENBERG (86 pag. 44—48) gelehrt hat. Und meine Erfahrungen an *Capitella* sind auch nicht dazu geeignet, diese Kenntnisse um viel zu vermehren, indem, offenbar in Folge der Brutpflege, diese sowie die anderen larvalen Nervenapparate bei unserer Form erhebliche Rückbildungen erfahren haben. Immerhin konnte ich das Vorhandensein eines Nervenringes sowie eines dazu gehörigen Ganglienzellenringes constatiren. Von der Lage des Nervenringes ist hervorzuheben, dass ich denselben nicht wie bei den von KLEINENBERG untersuchten Würmern »innerhalb des Wimperapparates, allseitig von dessen Protoplasma umgeben«, sondern vor dem Zellenring gelegen und zunächst lediglich von der Cuticula bedeckt fand. Erst im weiteren Verlaufe der Entwicklung rückt er unter das Ectoderm, d. h. wird er von diesem überwachsen (vergl. pag. 62).

Über die Genese des Prototrochnervensystems vermag ich eben so wenig Angaben zu machen wie meine Vorgänger. *Capitella* ist aber auch speciell für die Untersuchung dieses Larvenorgans viel weniger als diejenigen Anneliden geeignet, wo das Trochsystem früh zur Ausbildung gelangt.

Auch einen Prototrochmuskel konnte ich nachweisen. Derselbe verläuft in Form eines vielfaserigen Ringes zwischen Prototroch und Dotter, und die Ausläufer der Prototrochzellen scheinen mit den Fasern des Ringes eine sehr innige Verbindung einzugehen. Die betreffenden Muskelfasern unterscheiden sich wenig von den anderen zwischen Ectoderm und Dotter sich ausbreitenden Larven-

muskeln, und es ist denn auch kaum zweifelhaft, dass sie eben so wie diese aus Pädomesoblastzellen hervorgehen, also dem larvalen Mesoderm ihren Ursprung verdanken (vergl. pag. 77).

Nicht ohne Interesse scheint mir der Nachweis, dass, nachdem bei 1—3 Tage alten Larven der Prototroch den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht hat, derselbe von da ab einer langsamen Rückbildung unterliegt, die damit endet, dass etwa am 6.—7. Tage (vergl. pag. 80) die Cilien tragenden, distalen, homogenen Prismen nebst dem Nerven abgeworfen werden, so dass nur die basalen Theile des Zellenringes der Epidermis einverleibt bleiben. Als ursächliches Moment bei dieser partiellen Mauserung haben sich jene riesigen larvalen Drüsen- oder Excretionszellen erkennen lassen, welche vorher schon ihre Leiber zwischen Gehirn und Prototroch nebst Nerv hineingedrängt hatten und zum Theil wenigstens sicher mit abgeworfen werden (vergl. pag. 81 und 100).

Kleinenberg, der die Umwandlungsprocesse von der Larve in das Annelid so eingehend verfolgt hat, macht speciell über die Rückbildung oder Metamorphose des Trochsystems keine Angaben. Dagegen interessiren doch indirect in dieser Hinsicht seine (86 pag. 170) folgenden Äußerungen: »Es wird also bei der Metamorphose von *Lopadorhynchus* die Larvenepidermis nicht abgeworfen, sondern umgebildet« und: »Ein Bestandtheil der larvalen Epidermis geht aber bei der Erneuerung gänzlich zu Grunde: die Hautdrüsen.« Denn zu Grunde gehende Hautdrüsen sind es ja, welchen wir bei dem partiellen Abwerfen des Prototrochringes sowie seines Nerven als die wahrscheinlichen unmittelbaren Ursachen des Processes kennen gelernt haben (vergl. pag. 79 und 81).

Ausdrücklich der Trochrückbildung gedacht hat dagegen Hatschek bei *Polygordius* (78 pag. 50). In der Schilderung der 5. Entwicklungsperiode heißt es: »Nun beginnt die Rückbildung der Wimperkränze. Die Wimpern verschwinden und die Geißelzellen, die zu sehr schmalen hohen Cylinderzellen sich umgebildet hatten, werden allmählich niedriger und nehmen den Charakter der anderen Epithelialzellen an.« Dieser Rückbildungsmodus stimmt vollständig mit dem überein, wie ich ihn für den Paratroch von *Capitella* feststellen konnte. Aber in einer Anmerkung zum Citirten sagt ferner der genannte Autor: »In einigen Fällen sah ich zwar, dass ganze Gruppen der Geißelzellen von den Larven abgestoßen wurden, wobei nach der Ablösung die Geißeln ihre Bewegung fortsetzten. Ich halte diese Vorgänge aber für pathologische Erscheinungen, vielleicht durch den Druck des

Deckgläschens hervorgebracht.« Für den Fall nun, dass dieser Beobachtung Hatschek's keine pathologische Erscheinung zu Grunde gelegen hatte, würde der Rückbildungsprocess des Prototrochs von *Polygordius* noch mehr mit dem des Prototrochs von *Capitella* übereinstimmen.

Der Paratroch. Provisorischer und definitiver Reif. Structur des letzteren. Aufbau aus 2 Zellreihen. Fehlen eines Nervensystems. Vorkommen eines Ringmuskels. Genese des Paratrochs. Ausbildung und Rückbildung desselben. Seine Einverleibung in die Epidermis.

Gleichzeitig mit dem Prototroche, oder doch nur wenige Stunden später als dieser, also am Ende des 4. Tages, tritt auch der Paratroch in Function, und zwar ebenfalls zunächst ein kleinzelliger mit feinen Cilien besetzter provisorischer Reif. Hier kommt sogar das Factum, dass zunächst ein provisorischer Reif auftritt, noch viel frappanter zur Geltung, weil zur Zeit, wo dieser Reif schon fungirt, die Anlage des dahinter gelegenen künftigen definitiven erst aus 6 noch weit von einander abstehenden, durch ihre Größe ausgezeichneten Zellen besteht (vergl. pag. 45 und 52). Diese Zellen müssen aber eine rasche Vermehrung erfahren; denn einen Tag später, am 5., bilden sie bereits einen den ganzen Leib des Embryos umspannenden Ring, nämlich den nun allein Cilien tragenden definitiven Paratroch (vergl. pag. 55). Dieser ist allerdings noch weit von seiner künftigen Structur entfernt, indem die ihn constituirenden Zellen noch von rundlicher Form, relativ wenig zahlreich, sehr umfangreich und die Cilien noch relativ schmächtig sind. Erst am 7. Tage lässt sich die definitive Structur, nämlich die weitere Vermehrung und Differenzirung dieser Zellen in eine überaus große Zahl homogener, kräftige Geißeln tragender Platten mit basalen Ausläufern erkennen. Die Structur des Paratrochs stimmt von da ab mit derjenigen des Prototrochs so vollkommen überein, dass man die Abbildung eines Schnittes durch den einen mit der eines Schnittes durch den anderen verwechseln könnte (vergl. pag. 62 und 66). Nur der eine Unterschied ist hervorzuheben, dass während vor dem definitiven Prototroche noch 2 kleinzellige Reife (nämlich der provisorische Prototroch nebst einer 3. Zellreihe) liegen, hinter dem definitiven Paratroche nur noch 1 kleinzelliger Reif (nämlich der provisorische Paratroch) vorhanden ist, dass er also nur aus zwei Zellreihen sich aufbaut. Diese geringere Anzahl von Reifen scheint aber auch sonst die Regel

zu sein; denn KLEINENBERG (86 pag. 49) fand bei *Phyllodoce* und *Nephthys* sogar nur Eine Reihe von Flimmerzellen: »es fehlten der obere und der untere feine Cilienbesatz und die dazu gehörigen Zellen.«

Es ist keinem der bisherigen Beobachter gelungen, an den Paratrochen ein ähnliches specielles Nervensystem, insbesondere einen solchen Ringnerven und Ganglienzellenring, nachzuweisen, wie es allgemein den Prototrochen zuzukommen scheint, und auch bei *Capitella* kann das Fehlen eines solchen Nervensystems keinem Zweifel unterliegen, womit natürlich nicht gesagt sein soll, dass nicht irgend welche anders gestaltete Innervation, sei es durch einzelne Ganglienzellen, sei es durch direct vom Gehirne entspringende Fasern, statthabe.

Dagegen ist der Ringmuskel — der nach KLEINENBERG (86 pag. 51) den meisten Paratrochen fehlen soll — bei *Capitella* kräftig ausgebildet. Wie am Prototroche, so verschmelzen auch hier die Ausläufer der Paratrochzellen mit den Ringmuskelfasern, und letztere selbst lassen sich ebenfalls ohne Weiteres als larvale Muskeln, d. h. als Producte von Pädomesoblastzellen erkennen.

Über die Genese des Paratrochs existirt, so weit ich die Litteratur übersehe, nur Eine Angabe, nämlich von MEAD (94 pag. 468). Sie lautet: »the paratroch in *Amphitrite* consists of four cells, one of which is the descendant of $x1$, the other three of $x2$«. Es wurde bereits im ersten Theil dieser Arbeit (vergl. pag. 46) erwähnt, dass auch ich in Zellen der X-Generation die Mutterzellen des definitiven Paratrochs vermuthe; aber nicht in den sich rasch in kleine Elemente weiter theilenden, seitlich gelegenen $x1$ und $x2$, sondern in den auch nach ihrer Theilung noch durch ihre Größe ausgezeichneten dorsal, resp. nach der Achsenverschiebung mehr terminal gelegenen Derivaten von $x3$. Und für den provisorischen Prototroch scheinen mir in erster Linie die unmittelbar vor $x3$ gelegenen, sich so auffallend rasch vermehrenden hinteren intermediären Gürtelzellen $c12$ und $d12$ in Betracht zu kommen, wie die vorderen $a12$ und $b12$ für den provisorischen Prototroch (vergl. pag. 46).

Mit dem Prototroche erlangt der Paratroch im Laufe der ersten 3 Tage des Larvenlebens seine höchste Ausbildung, und mit jenem fängt er auch an, sich von da ab bis zum 6. oder 7. Tage allmählich zurückzubilden. Aber im Gegensatze zum Prototroche wird vom Paratroche (abgesehen von den Cilien) nichts abgeworfen, indem die Wimperzellen unter der im ersten Theil beschriebenen Um-

wandlung ganz und gar der Epidermis einverleibt werden (vergl. pag. 80).

Das Neurotrochoid. Ein wesentlicher Theil des Trochsystems. Seine Ausbildung. Seine Genese. Seine Rückbildung und Einverleibung in die Epidermis. Seine phylogenetische Ableitung vom Ctenophoren-Urschlund conform Hatschek.

Gleichzeitig mit dem Prototroch und Paratroch tritt jenes ventrale, vom Munde bis zur Pygidiumspitze hinziehende Flimmerfeld in Thätigkeit, welches von HATSCHEK als »Bauchfurche« oder »ventraler Wimperstreif«, und von SALENSKY als »gouttière ciliaire« oder »sillon medullaire« bezeichnet wurde. In Anbetracht, dass wir es in diesem dem Trochophorastadium der Anneliden, Mollusken etc. ganz allgemein zukommenden Gebilde meiner Ansicht nach mit einem wesentlichen Theile des Trochsystems zu thun haben, schlug ich oben pag. 52 für dasselbe den seine Beziehungen zu diesem Systeme sowohl, als auch seine Lage und Relationen zu den Bauchplatten zum Ausdruck bringenden Namen Neurotrochoid vor. Dafür, dass man es mit einem wirklich typischen Trochophora-Organe zu thun habe, scheint mir, abgesehen von seiner Verbreitung unter den ausgebildeten Trochophorastadien, in hervorragender Weise auch das Factum zu sprechen, dass das Neurotrochoid sogar in solchen Fällen recapitulirt wird, wo, wie z. B. bei den Lumbriciden, die übrigen Trochophora-Organe, insbesondere der Proto- und Paratroch gänzlich in Wegfall gekommen sind.

Das Neurotrochoid nimmt zuerst einen breiten Streif der Bauchfläche ein, wird aber in dem Maße, wie die Concrescenz der Bauchplatten zunimmt, auf eine immer schmälere Zone eingeengt. Anfänglich sind seine Cilien so winzig, dass sie kaum d ejenigen, womit vorübergehend der Embryo bedeckt war, an Größe überragen; mit dem Wachsthume der Trochgeißeln erfahren aber auch sie eine, wenn auch entfernt nicht so bedeutende Kräftigung, und da gleichzeitig auch die Träger derselben, die Neurotrochzellen, ein von den benachbarten Elementen etwas abweichendes Ansehen darzubieten beginnen, so könnte auch hier die Frage entstehen, ob der diesem definitiven Zustande vorausgehende als ein provisorischer zu gelten habe.

Über die Genese des Neurotrochoids lässt sich nur so viel sagen, dass, seiner ursprünglichen Lage entsprechend, es nur Zellen der *X*- und *M*-Generation sein können, die das Material für denselben liefern.

Mit dem Proto- und Paratroche erleidet auch das inzwischen auf einen sehr schmalen Streif reducirte Neurotrochoid seine Rückbildung, das heißt die Cilien schwinden, wogegen die Zellen an der betreffenden Stelle der Epidermis einverleibt werden. Da die Neurotrochoidzellen zu keiner Zeit so weitgehende Differenzirungen erfahren hatten, wie diejenigen der Troche, so ist auch die Einverleibung ersterer mit keinen so auffälligen Umwandlungen verbunden wie diejenige letzterer (vergl. pag. 81).

In Bezug auf die phylogenetische Entstehung des Neurotrochoids möchte ich auf eine Hypothese Hatschek's hinweisen, welche mir in dem Maße an Berechtigung zu gewinnen scheint, wie sich die Indicien zu Gunsten der Abstammung der zygoneuren Metazoen von Ctenophoren ähnlichen Formen häufen. Hatschek sagt nämlich in seinem Lehrbuch (88 pag. 319):

»Zur Vergleichung der Zygoneuren mit den Ctenophoren werden wir die Protrochula als die Grundform der Zygoneuren in Betracht ziehen. Der bilaterale Bau beruht auf dem Gegensatz von Bauchseite und Rückenseite, und dieser Gegensatz kommt dadurch zu Stande, dass der Mund sich nicht am Gegenpole, sondern auf der Bauchseite befindet, wohin er durch eine secundäre Verschiebung gelangt ist. Eine solche Lageveränderung kann auf verschiedene Weise zu Stande gekommen sein; es könnte eine Lageveränderung der ganzen oralen Körperhälfte stattgefunden haben, also eine »Knickung der Hauptachse« eingetreten sein, — oder es könnte der Fall sein, dass nur der Mund und Schlund eine Verschiebung erlitt, ohne dass die Lage aller anderen Organe in gleichem Maße beeinflusst wäre, es könnten z. B. die meridionalen Organe ihre Lage zumeist unverändert beibehalten haben. Ich neige mich mehr der letzteren Auffassung zu, während ich in früheren Schriften die erstere vertrat. Der axial gelagerte Urschlund (Orthostomodaeum) liefert nicht nur den Schlund, sondern auch die Bauchfurche der Trochophora[1]. Bei dieser Verschiebung spielt wohl auch phylogenetisch ein partieller Schluss des Protostoma, d. i. der inneren Schlundpforte, eine Rolle, ontogenetisch wenigstens kommt ein solcher Process ganz allgemein vor. Die Verschiebung des Protostoma bei der embryonalen Entwicklung der Zygoneuren erfolgt vorzeitig. Phylogenetisch ist die Bildung des Schlundes vorausgegangen. Alles dies gilt auch schon für das Stadium der Protrochula.«

[1] Diese Stelle ist im Original nicht gesperrt gedruckt.

In der That wird diese Ableitung Hatschek's nicht wenig dadurch gestützt, dass ontogenetisch die Trochophora ganz allgemein zunächst ein Stadium durchläuft, in dem das von den Schlundbildnern (Oesophagoblasten) begrenzte Prostoma dem Sinnespol wie bei den Ctenophoren gegenüber liegt, und dass erst nachträglich, im Anschlusse an die sog. Achsenverschiebung der Autoren, das Prostoma, resp. der bleibende Mund auf die ventrale Seite rostrad zu liegen kommt.

4. Die ectodermalen Abschnitte des Verdauungstractus.

Definition der Termini. Stoma und Stomatoblasten. Oesophagus und Oesophagoblasten. Synonymie von Pharynx und Oesophagus. Stomodäum und Proctodäum.

In Folge des Nachweises, dass bei *Capitella* der stomodäale Theil des Verdauungstractus aus zwei durchaus getrennten Anlagen hervorgeht, nämlich aus den Stomatoblasten, welche das Material für das Mundepithel, und aus den Oesophagoblasten, welche das Material für den Oesophagus-Pharynx liefern, ist es vor Allem nothwendig, die auf die fertigen Organe bezüglichen Termini derart zu präcisiren, dass ein Vergleich mit anderen Formen, resp. mit den üblichen Bezeichnungen der Autoren, ohne Missverständnis zu erzeugen, ermöglicht wird.

Geht man die betreffende Litteratur durch, so wird man sich leicht davon überzeugen, dass in dieser Hinsicht eine große Verwirrung herrscht. Schlund, Oesophagus, Pharynx, Rüssel, Stomodäum werden nämlich bald synonym, bald im Gegensatze zu einander gebraucht. Zu welchen Widersprüchen das führen muss, geht schon aus der einen Thatsache hervor, dass einigen Autoren zufolge bei gewissen Anneliden etc. der Oesophagus entodermaler Abstammung sein soll; denn für diesen Fall könnte ja der Begriff Stomodäum auf diesen Oesophagus gar keine Anwendung finden. Dazu kommen noch die Fälle, wo ein provisorischer und bleibender Schlund unterschieden und lediglich der erstere als Stomodäum bezeichnet wird, obgleich beide von diesen Autoren als ectodermale Gebilde anerkannt werden.

Um nun solchen möglichen Missverständnissen vorzubeugen, schlage ich auf Grund meiner an *Capitella* gemachten Befunde (für die ich Anhaltspunkte habe vorauszusetzen, dass sie sich auch an anderen Formen nachweisen lassen werden) vor, den vorderen, die definitive Mundhöhle umfassenden Theil Stoma zu nennen, woraus

sich für die betreffenden Bildungszellen Stomatoblasten ergab, und den darauf folgenden Theil, dessen Anlage jedoch der Entstehung der Mundbucht vorausgeht, Oesophagus, woraus sich für die Bildungszellen Oesophagoblasten ergab. Der Oesophagus kann dann in seinem vorderen Abschnitt ausstülpbar und zugleich mit Zähnen etc. bewaffnet sein, in welchem Falle dieser Theil als Pharynx oder als Rüssel unterschieden werden mag. Wo dieser Rüssel so vorwaltet, dass der übrige Theil kaum zur Beachtung gelangt, da pflegen die Autoren nur von Pharynx zu reden, wo dagegen der Rüssel mehr beschränkt ist, nur von Oesophagus. Es sei betont, dass für mich Oesophagus und Pharynx als Derivate ein und derselben Anlage auch Abschnitte ein und desselben Theiles repräsentiren, und dass ich dieselben aus diesem Grunde auch in der Litteratur als Synonyme betrachte.

Für die so definirten Theile: Stoma und Oesophagus zusammen ergiebt sich dann die Bezeichnung Stomodäum, wobei natürlich alle nachweislich aus dem Mitteldarmepithel abstammenden Tractus-Abschnitte ausgeschlossen bleiben müssen (vergl. unten pag. 121).

Den Terminus Proctodäum brauche ich in herkömmlicher Weise für den mehr oder weniger umfangreichen ectodermalen Endabschnitt des Darmcanals.

Die Stomodäumbildung von Capitella. Getrennte Anlage von Stoma und Oesophagus-Pharynx. Anlage des Oesophagus vor derjenigen des Stomas. Recapitulation der Entwicklung der beiden Stomodäum-Componenten.

Im ersten Theile dieser Abhandlung habe ich nachgewiesen, dass in die Bildung des Stomodäums zwei sowohl örtlich als zeitlich von einander ganz unabhängige Anlagen eingehen, nämlich eine für das Stoma und eine für den Oesophagus-Pharynx, und zwar derart, dass die Anlage des Oesophagus derjenigen des Stomas vorausgeht. Bevor ich nun aber diese Thatsache vergleichend erörtere, will ich zum besseren Verständnisse zunächst kurz im Zusammenhange die Entwicklungsgeschichte dieser beiden Componenten recapituliren.

An Eiern, bei denen der Blastoporus dem Schlusse nahe ist, sieht man (vergl. pag. 42 Fig. 53) seinen Rand mit Ausnahme des hinteren linken (in der die Bauchfläche des Eies wiedergebenden Zeichnung des hinteren rechten) Winkels von 12 meist durch ihre Größe auffallenden Zellen gebildet, nämlich von den durch zweimalige

Theilung der Mikromeren 2. Generation *a* 2, *b* 2 und *c* 2 entstandenen Oesophagoblasten (Stomatoblasten Wilson). Die 4. am hinteren linken Winkel fehlende Zelle der 2. Mikromeren-Generation, *d* 2, hat nämlich als 1. Somatoblast oder *X*, wie erinnerlich, eine andere Verwendung gefunden. Schon in dem in Fig. 53 abgebildeten Stadium erwiesen sich 2 dieser Oesophagoblasten als im Einsinken begriffen, und in einem wenig älteren Stadium, wo der Blastoporus bereits bis auf einen feinen Spalt geschlossen war, konnten oberflächlich nur noch 4, zwischen Ectoderm und Entoderm dagegen, und zwar direct unter dem Blastoporus, 11 total eingesunkene Oesophagoblasten nachgewiesen werden (Fig. 54 *Oe.B* und 54*a*), so dass also mit dem Einschlusse letzterer auch eine Theilung verbunden sein muss. Da wo keine Oesophagoblasten mehr freiliegen, sehen wir nun oberflächlich den Blastoporus von zahlreichen kleineren Zellen begrenzt, nämlich von denjenigen, die das Material für die 2. Anlage des Stomodäums zu liefern berufen sind, von den Stomatoblasten (vergl. pag. 43 Fig. 54 *Sta.B*). Die Herkunft dieser Zellen vermochte zwar nicht eben so sicher wie die der Oesophagoblasten festgestellt zu werden; aber es durfte doch als überaus wahrscheinlich angenommen werden, dass sie Abkömmlinge der von Anfang an den Stomatoblasten am nächsten liegenden und keine andere Verwendung findenden Mikromeren 3. Generation, also *a* 3 — *d* 3 (mit Ausnahme von *c* 31 und *d* 31, die, wie erinnerlich, als Cöloteloblasten schon früher eingeschlossen werden) darstellen.

Erst am folgenden Tage der Entwicklung (am 4.), nachdem der Blastoporus vollkommen geschlossen, und alle Oesophagoblasten eingesunken sind, beginnt die Bildung des Mundes in Form einer flachen Einstülpung, und zwar an derselben Stelle, wo sich der Blastoporus geschlossen hatte. Am Rande dieser Einstülpung liegt ein Kranz kleiner Zellen, nämlich der zur Bildung des Stomas bestimmten Stomatoblasten (vergl. pag. 48, 53 und Fig. 58 *Md* und *Sta.B*). Noch im Laufe desselben Tages gelangt dieser Zellenkranz vollends zur Einstülpung und liegt nun in Form eines ovalen Ringes um die zu einem Querspalte reducirte Mundöffnung (Fig. 61 *Md* und *Sta.B*). Unmittelbar unter diesem so zur Stomaanlage gewordenen Zellkranze (also zwischen Entoderm und Stoma) liegen die mittlerweile einer starken Vermehrung theilhaftig gewordenen Oesophagoblasten, und zwar in Form einer rundlichen, soliden Zellplatte (Fig. 61*a* *Md* und *Oe.B*). Von dem früher diese Anlage in eine rechte und linke Hälfte scheidenden Blastoporusspalte ist keine Spur mehr zu sehen.

Am 5. Tage erscheint das Stoma bereits als ein scharf gegen das Entoderm abgegrenzter, von zahlreichen larvalen Muskeln umsponnener Bulbus, dessen Zellen radiär die noch mit Dotter erfüllte Mundhöhle einschließen (vergl. pag. 56, Fig. 68*b* *Sta*). Die darunter gelegene hantelförmig gewordene, d. h. hauptsächlich links und rechts vom Stoma concentrirte Oesophagusanlage dagegen erscheint zwar ebenfalls vom Dotter durch larvale Fasern (Pädomesoblastfasern) abgegrenzt, hat aber in sich noch keine so auffällige Differenzirung erfahren, indem die Anlage nach wie vor eine solide Zellenplatte repräsentirt (Fig. 68*a* und Fig. 72 *Oe*).

Erst am 7. Tage der Entwicklung bildet sich in der Oesophagusanlage ein Lumen aus, wobei sich das inzwischen schlauchförmig gewordene künftige Organ zugleich derart faltet, dass es, im optischen oder wirklichen Schnitte gesehen, aus 3 Taschen, einer mittleren und zwei seitlichen, zu bestehen scheint, oder auch, wenn man die mittlere weniger voluminöse vernachlässigt, aus 2 Taschen, die links und rechts dem Stoma aufsitzen (vergl. pag. 63, Fig. 80 und 84 *Oe*). Die Höhle des letzteren ist nun mit einem kräftigen, continuirlich mit dem des Neurotrochoids zusammenhängenden Wimperkleide ausgerüstet, und seine Wandungen werden nach der Ectodermseite hin bereits von Theilen des Cölomesoblasts begrenzt (Fig. 84 *Sta*). Von den Scheintaschen der Oesophagusanlage ist in Fig. 84 die linke diejenige, welche bereits die Verbindung mit dem Stoma vermittelt, und die mittlere diejenige, welche die Verbindung mit dem Mitteldarme weiterhin herzustellen berufen ist.

Noch bis zu dem am 12. Tage erfolgenden Ausschwärmen der Embryonen pflegt der Oesophagus derart im Mundsegmente gefaltet zu liegen, dass er im Frontalschnitt nach wie vor 3 neben einander gelegene Taschen vorspiegelt, Taschen, die inzwischen ein scharfes Lumen erhalten, und deren Wandungen theilweise schon die für das Organ charakteristische Differenzirung erfahren haben (Fig. 99*a*, *Oe*).

Kurz vor oder kurz nach dem Ausschwärmen erleidet aber der Oesophagus seine partielle oder totale Streckung, und gleichzeitig erfolgt sein Durchbruch (also der Durchbruch der früheren mittleren Scheintasche) in den Mitteldarm (vergl. pag. 75, Fig. 102 *Oe*). Während er beim erwachsenen Wurme die vordersten 9 Segmente einnimmt, durchzieht er bei den jüngsten Larven erst deren 4 und bei 8 Tage alten erst deren 7, so dass also seine definitiven Lagerungsverhältnisse nur sehr allmählich zu Stande kommen (Fig. 102 u. Fig. 118 *Oe*).

In letzterer Figur ist auch bereits die Differenzirung des vordersten Oesophagusabschnittes als Rüssel kenntlich, der, mit mächtigen Retractoren versehen, sich continuirlich in das Stoma fortsetzt.

Vergleich mit der Stomodäumbildung anderer Anneliden. Stomodäum- und Schlundbildung bei Lopadorhynchus nach Kleinenberg. Vergleichende Angaben desselben. Seine Unterscheidung zweier getrennter Anlagen. Seine Auffassung der Schlundbildung unwahrscheinlich. Die bilaterale Anlage des Schlundes ist nicht die typische. Unzulänglichkeit der Häcker'schen Bestätigung. Ectodermale Entstehung des Oesophagus. Abweichende Angaben Salensky's zweifelhaft. Fragliches Verhalten der Hirudineen und Oligochäten. Aufklärung des vermeintlichen Widerspruches.

In der mir bekannten Litteratur über Anneliden-Entwicklung findet sich nur Eine Arbeit, in der auf die Stomodäumbildung so ausführlich eingegangen wird, dass sich Daten zu einem Vergleiche mit der im vorigen Abschnitte recapitulirten Stomodäumbildung bei *Capitella* darbieten, und selbst diese erschwert dadurch den Vergleich, dass in ihr die Entwicklungsgeschichte nicht mit dem Ei oder der Furchung, sondern mit der Trochophora beginnt, also mit einem Stadium, wo die Anlage der Organe bereits erfolgt ist. Ich spreche von Kleinenberg's Arbeit über *Lopadorhynchus*.

Das früheste Stadium der Stomodäumbildung schildert dieser Autor (86 pag. 24) als eine auf der ventralen Seite der Subumbrella, etwa in der Mitte zwischen Prototroch und unterem Pol gelegene taschenförmige, bewimperte Ectodermeinstülpung, die durch einen engen Mund nach außen und durch einen engen Spalt wahrscheinlich auch in den Urdarm mündet. Sodann (l. c. p. 28) erheben sich die Ränder der Mundöffnung zu einem zweilappigen Rüssel, aus dem die innere Stomodäumwand, in deren Mitte die Öffnung nach der Darmhöhle bereits deutlich ist, kegelförmig ausgestülpt werden kann. »Zur selben Zeit erscheint«, ich citire hier wörtlich, »vom Stomodäum ausgehend, eine neue Organanlage, die zwar ganz im Inneren des Körpers gelegen, an den durchsichtig gemachten Larven doch stark ins Auge fällt: die paarige Anlage des Schlundes, zwei kleine, weit aus einander liegende Knötchen am oberen gegen den Prototroch gerichteten Rande des Stomodäums.« Weiter (l. c. pag. 35) erfahren wir, dass die Mundöffnung nicht nur ihre relative Lage, sondern auch ihre Gestalt gewechselt hat: aus der runden äußeren Mündung des Stomodäums ist ein quergestellter, schmaler Spalt geworden. Und

l. c. pag. 56 endlich wird der Bau des Stomodäums geschildert: dasselbe besteht aus Einer Lage breiter flacher Zellen, die nur am Mundrande höher werden.

Im 4. Capitel seiner Abhandlung widmet sodann Autor (l. c. pag. 158—166) einen besonderen Abschnitt dem Schlund und den Schlunddrüsen. Die paarige Anlage des Schlundes, die er an vorhin citirter Stelle als zwei kleine, weit aus einander am oberen gegen den Prototroch gerichteten Rande des Stomodäums liegende Knötchen beschrieben hatte, wird hier genauer definirt als zwei Gruppen von je zwei oder drei großkernigen Zellen. »Dass diese aus den Theilungen des Stomodäumepithels hervorgegangen sind«, sagt Autor wörtlich, »war durch directe Beobachtung nicht festzustellen, immerhin scheint mir jede andere Ableitung ausgeschlossen. Die Vermehrung des Stomodäumepithels dauert nur kurze Zeit, nach Erzeugung einiger weniger Zellen hört sie auf; die abgelösten Zellen theilen sich dagegen in rascher Aufeinanderfolge, und bald trägt der obere Rand des Stomodäums zwei, von einem weiten Zwischenraum getrennte, rundliche Zellpolster. Es ist dies die paarige Anlage des bleibenden Schlundes.« Diese anfangs soliden Anlagen erhalten später kleine Höhlen, weiterhin sondern sich die Wandungen der so zu Stande gekommenen Säckchen in eine äußere und innere Schicht, und zugleich wird auch die Verbindung zwischen den Höhlen der Schlundanlagen und der Stomodäumhöhle deutlich. Sodann rücken die Säckchen gegen die Mittellinie, fließen hier zusammen, und der untere Theil der verschmolzenen Wände löst sich vom Stomodäum ab. Nach und nach schwindet die Scheidewand gänzlich, und dann ist die Schlundanlage eine von außen nach innen abgeplattete Tasche mit breitem Hohlraum, deren paariger Ursprung nur äußerlich durch eine sich lange erhaltende ventrale Furche angedeutet bleibt. Darauf wächst der Sack nach oben in einen cylindrischen Fortsatz aus, der eine Verlängerung der Höhle enthält, und dieser Fortsatz bildet die Anlage der unpaaren dorsalen Schlunddrüse. Später falten sich auch die Seitenränder des Schlundes ein und liefern so die Anlagen der seitlichen Schlunddrüsen. Auf die weiteren, den schließlichen Untergang des Stomodäums und seinen Ersatz durch den Schlund betreffenden Stellen unterlasse ich es näher einzugehen, weil hierbei keinerlei für die Gruppe charakteristische Vorgänge in Betracht kommen. Dagegen möchte ich noch einiger für meinen Zweck wichtiger vergleichender Angaben Kleinenberg's gedenken. Er sagt (l. c. pag. 163): »Die Entstehung des bleibenden Schlundes aus zwei

getrennten Anlagen, die als Ausstülpungen des Stomodäums betrachtet werden können, ist sehr verbreitet bei den Polychäten. So bei allen mir bekannten Phyllodocidenlarven, wo die Anlagen noch massiger sind. Hier sind sie auch schon vor langer Zeit gesehen worden. Claparède und Metschnikoff fanden im Kopflappen einer Larve von *Phyllodoce* ein hohles Organ, dessen Bedeutung sie nicht erkannten und vermuthungsweise für eine Drüse hielten. Ähnlich wie bei *Lopadorhynchus* entwickelt sich der Schlund von *Lepidonotus*, nur tritt hier die paarige Anlage nicht am oberen, sondern am unteren Rande des Stomodäums auf. Die *Nephthys*-Larven haben gleichfalls ein Paar der unteren Seite des Stomodäums ansitzende, einander sehr genäherte Anlagen« etc.

Nach dieser Darlegung möchte ich nun zunächst constatiren, dass nach Kleinenberg auch bei den von ihm untersuchten Anneliden der ectodermale Abschnitt des Darmcanals (unser Stomodäum) in frühen Stadien aus 2 getrennten Bildungen besteht, nämlich 1) aus dem, was er Stomodäum (unser Stoma) und 2) aus dem, was er bleibenden Schlund (unser Oesophagus-Pharynx) nennt. Weiter möchte ich, gestützt auf meine Erfahrungen an *Capitella*, sowie auf das weiterhin zu besprechende so auffallend übereinstimmende Verhalten der Rotatorien, es für überaus wahrscheinlich halten, dass die zelligen Anlagen des bleibenden Schlundes (Oesophagus-Pharynx) von *Lopadorhynchus* nicht aus den Theilungen des Stomodäumepithels hervorgegangen sind (was ja auch, wie ausdrücklich betont wird, nicht durch Beobachtung festgestellt werden konnte), sondern dass diese zelligen Anlagen (Oesophagoblasten) eben so wie bei *Capitella* schon in einem viel früheren Stadium, und zwar vor der Bildung des Stomodäums (Stomas) kurz vor oder während des Schlusses des Blastoporus in die Tiefe gelangten (vergl. übrigens unten pag. 132). Und dieser Auffassung zufolge müsste auch bei *Lopadorhynchus* etc. nicht das, was Kleinenberg Stomodäum nennt (unser Stoma), sondern der bleibende Schlund (Oesophagus-Pharynx) als die primäre Anlage betrachtet werden.

Wenn man unsere Fig. 80 und 84 mit Kleinenberg's Fig. 54, 55 und 82 vergleicht, so kann (abgesehen davon, dass meine Figuren einen Querschnitt und Frontalschnitt, Kleinenberg's dagegen alle Sagittalschnitte darstellen) Niemandem die auffallende Übereinstimmung der betreffenden Abbildungen entgehen. In beiden Fällen begegnen wir nämlich zunächst einer ectodermalen wimpernden, durch den Mund nach außen führenden Einstülpung, dem Stoma (Stomo-

däum Kleinenberg). Und an der Stomabasis sehen wir als Anlage des Oesophagus (bleibenden Schlundes Kleinenberg) zwei ursprünglich von einander unabhängige, allmählich aber mit einander verschmelzende Säckchen nach Kleinenberg, drei solche Säckchen dagegen, von denen nur die zwei seitlichen viel mehr in die Augen springen, und die alle von Anfang an in continuirlichem Zusammenhange stehen, nach meiner Darstellung. Gegenüber den so genauen Angaben Kleinenberg's kann es mir natürlich nicht in den Sinn kommen, aus der erwähnten Übereinstimmung unserer Figuren den Schluss ziehen zu wollen, dass er bei *Lopadorhynchus* das, was in Wirklichkeit Eine Anlage repräsentirt, für eine doppelte gehalten habe, um so weniger, als ja überdies *Lopadorhynchus* auch dadurch sich abweichend verhält, dass das Stoma vom bleibenden Schlund aufgenommen und zur Resorption gebracht wird; die Frage kann nur die sein, ob Kleinenberg's Satz (l. c. pag. 163) »die Entstehung des bleibenden Schlundes aus zwei getrennten Anlagen, die als Ausstülpungen des Stomodäums betrachtet werden können, ist sehr verbreitet bei den Anneliden« auch nur in seinem ersten Theil zu Recht besteht. Das heißt, ob die Anlage (die, wie im Vorhergehenden nachzuweisen versucht wurde, nicht durch Ausstülpungen des Stomodäums, sondern durch die Oesophagoblasten gebildet wird) in der Regel zu einer bilateralen zerfällt. Künftige auf diesen Punkt speciell gerichtete Untersuchungen werden hierüber erst die Entscheidung bringen können, und zwar solche, die die Stomodäumbildung ab ovo verfolgen; denn Bestätigungen, wie die kürzlich von Häcker auf Grund seiner Untersuchung der *Polynoe*-Larve gelieferte, vermögen in diesem Falle keine Aufklärung zu schaffen. Genannter Autor (94 pag. 259) sagt zwar: »Für *Lopadorhynchus* hat Kleinenberg die Entstehung des Schlundes aus zwei Ausstülpungen des Stomodäums beschrieben etc.«, ferner: »Da die Kleinenberg-schen Befunde bisher den übrigen widersprechenden Angaben gegenüber vereinzelt dastehen, so dürfte es von Interesse sein, dass auch bei *Polynoe* eine entsprechende Entstehungsweise des Schlundes in besonders klarer Weise festgestellt werden kann.« Nun ist aber das jüngste Stadium, auf das sich diese Feststellung Häcker's bezieht, eine fertige Trochophora mit ziemlich weit entwickeltem Schlunde, und klar ist nur, dass Häcker an diesem Stadium nicht entscheiden konnte, wie und wo der Schlund gebildet wird; auch wäre eine continuirliche Schnittserie nöthig gewesen, um selbst das als sicher zu erweisen, dass zwei von einander unabhängige Anlagen vorliegen.

Bevor ich meine Vergleiche weiterführe, möchte ich hier einen Widerspruch zur Aufklärung bringen. Fast ausnahmslos haben die eingehenderen embryologischen Untersuchungen der neueren Zeit zu dem Resultate geführt, dass der Oesophagus-Pharynx ectodermaler Herkunft sei. So im Kreise der Arthropoden, Mollusken etc. Weitaus die Mehrzahl aller in Betracht kommender Forscher ist auch bei den Anneliden zu einem gleichen Resultate gelangt, mit Ausnahme Salensky's, dessen Angaben zufolge (86*a* pag. 630) der Oesophagus bald aus dem Ectoderm, bald aus dem Entoderm, ja bald aus beiden Keimblättern zugleich entstehen soll. Dass die Darstellungen, auf denen diese befremdenden Schlüsse Salensky's beruhen, durchaus nicht überzeugend wirken, ist bereits von Kleinenberg (86 pag. 164) geltend gemacht worden, und ich kann meinen Erfahrungen gemäß nicht daran zweifeln, dass die erneuerte Untersuchung der von Salensky bearbeiteten Chätopoden zu anderen, mit unseren allgemeinen Ansichten besser harmonirenden Ergebnissen führen wird.

Fraglicher liegen aber die Verhältnisse bei zwei anderen Annelidengruppen, nämlich bei den Oligochäten und Hirudineen, denn in Bezug auf diese stimmen alle bisherigen Untersucher darin überein, dass der Oesophagus aus dem Entoderm gebildet werde. Nun scheinen mir aber die letzten und mit Hinsicht auf diesen Punkt genauesten Arbeiten, nämlich die Vejdovský's (88—92 pag. 316) und Wilson's (89 pag. 412), wenigstens was die Oligochäten betrifft, Anhaltspunkte zur Aufklärung des vermeintlichen Widerspruchs darzubieten.

Wilson speciell sagt: »The stomodaeum grows inwards exactly between the mesoblastic cavities of the first somite (which lie at its sides), and ventral to the head-cavity. It grows thence backwards as far as the dissepiment between the fifth and sixth somites, where its limit can be distinctly made out in vermiform embryos 15 mm. long and nearly ready to hatch. In such embryos the circum-oesophageal vessels are fully established, so as to show clearly the limit between the pharyngeal and oesophageal regions. The first aortic arch, which is smaller than the following ones, is found in the sixth somite, immediately behind the limit of the stomodaeum. It is clear therefore that the stomodaeum gives rise only to the pharynx, and that the oesophagus, with its calciferous glands, is derived from the archenteron« etc.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass allein das, was hier

Wilson als Stomodäum und Pharynx bezeichnet, unserem Stoma und Oesophagus-Pharynx entspricht, d. h. allein das Stomodäum repräsentirt, und dass demgemäß der Tractusabschnitt, dem man bei den Oligochäten topographisch-anatomisch den Namen Oesophagus beigelegt hat, mit Unrecht diesen Namen führt. Dieser Abschnitt müsste daher fortan seiner Abstammung gemäß zum Mitteldarm gerechnet und höchstens als vorderer Mitteldarm vom hinteren Mitteldarm unterschieden werden.

Vergleich mit der Stomodäumbildung der Rotatorien. Die Stomodäumbildung letzterer nach Tessin und Zelinka. Schlagende Übereinstimmung in den beiden Thiergruppen. Die Stomodäumbildung bei Anneliden und Rotatorien durch ein und denselben Satz ausdrückbar. Die Schlunddrüsen des Anneliden- und Rotatorienpharynx.

Die im Vorhergehenden erörterte Stomodäumbildung gewisser Anneliden bietet Probleme dar, die mich zu einer Prüfung der Angaben über die Stomodäumbildung anderer Wirbelloser veranlassten. Und da konnte ich, Dank der Existenz einer ausgezeichneten Arbeit Zelinka's über die Entwicklung von *Callidina* und *Melicerta*, die gewiss von mehr als einem Gesichtspunkte aus interessante Thatsache constatiren, dass die Stomodäumbildung von *Capitella* in geradezu schlagender Weise mit der Stomodäumbildung der Rotatorien übereinstimmt. Um dem Leser die Mühe zu ersparen, die ganze Abhandlung Zelinka's durchzugehen, will ich zum Behufe des Vergleiches zunächst seine Angaben so kurz als möglich im Zusammenhange hier wiederzugeben versuchen, und zwar mit Übergehung der Furchung, weil sich dieselbe vor der Hand mit derjenigen des Annelideneies überhaupt noch nicht in Einklang bringen lässt. Vorausgeschickt muss aber werden, dass ein wichtiger Schritt zur Erkenntnis der betreffenden Organentwicklung schon durch einen Vorgänger Zelinka's, nämlich durch Tessin, gethan war, indem dieser Autor in seiner Entwicklungsgeschichte von *Eosphora* bereits die Abstammung, Gruppirung sowie den Einschluss der von Zelinka als »granulirte Zellen« bezeichneten Elemente genau erkannt und dargestellt, diese Elemente aber, die er »dunkle Zellen« nannte, irrthümlich für die Mesodermanlage gehalten hatte. Die betreffenden Angaben Tessin's (86 pag. 285) lassen sich dahin zusammenfassen: Der vordere Rand des Prostomas wird von 6 Zellen gebildet, die sich vor den Ectodermzellen durch ihren großen Reichthum an Dotterpartikel-

chen auszeichnen. Diese »dunklen Zellen« bilden einen sich immer mehr verengenden Halbkreis; gleichzeitig werden sie immer mehr auf die Bauchseite verschoben, und allmählich beginnt das über ihnen liegende Ectoderm sie in das Innere des Keimes hineinzudrängen, so dass sie nun in der Zwölfzahl (da sie sich inzwischen einmal getheilt haben) zwischen dem äußeren und inneren Keimblatt ihre Lage haben. Durch fortgesetzte Theilungen breiten sie sich sodann zu einer Zellschicht aus, welche kappenförmig das vordere Ende des Entoderms bedeckt etc.

Diese Darstellung Tessin's wurde von Zelinka im Ganzen als durchaus zutreffend bestätigt, und so nehme ich des Letzteren Beschreibung der weiteren Vorgänge von dem Zeitpunkte an auf, wo auch bei *Callidina* die ursprünglich das Prostoma begrenzenden granulirten Zellen schon eingeschlossen sind. Erst nach ihrem Einschlusse fand Zelinka (92 pag. 72) diese Zellen in Theilung begriffen, und als Resultat dieser Theilungen ergiebt sich eine das erste Drittel des Innenraums des Embryos einnehmende granulirte, aus zwei Lagen bestehende Zellplatte. An derselben Stelle, wo sich über den granulirten Zellen das Ectoderm schloss, senkt sich nun dasselbe breit ein und vertieft sich trichterförmig, um endlich in Form eines engen cylindrischen Rohres in die Tiefe zu sinken. Dieses die Anlage des Mundes und Schlundes (unser Stoma) repräsentirende Rohr trifft die Zellplatte ziemlich in der Mitte, und bald umfasst letztere das Mundrohr becherförmig. Weiterhin (l. c. pag. 83) ordnet sich der größte Theil der so um die Mundröhre herum gelegenen granulirten Zellen zu einem ovalen Körper, nämlich zum künftigen Pharynx oder Schlundkopf (unserem Oesophagus-Pharynx). Den im letzteren auftretenden Spaltraum leitet Autor aus dem Grunde von der Mundeinstülpung ab, weil sich (l. c. pag. 86) die granulirten Zellen um den unteren Theil derselben ursprünglich gruppirt hatten. Diejenigen granulirten Zellen, welche nicht in der Bildung des Pharynx aufgingen, bilden eine dorsale und ventrale, sowie zwei seitliche Anlagen, und zwar für die dorsalen, ventralen und seitlichen Speicheldrüsen. Von einem anderen Reste der granulirten Zellen endlich fasst Autor die Möglichkeit ins Auge, dass aus ihnen Muskeln entstehen. Ganz ähnlich wie bei *Callidina* fand Zelinka auch die Stomodäumbildung bei *Melicerta*.

In Anbetracht, dass ich der unverkennbar aus dem Vorhergehenden resultirenden Übereinstimmung der Stomodäumbildung zwischen Rotatorien und Anneliden eine sehr weittragende Bedeutung beimesse,

will ich, um dem Leser diese Übereinstimmung noch bequemer vor Augen zu führen, kurz die einzelnen Phasen der Stomodäumbildung nach Zelinka's und nach meinen Resultaten gegenüberstellen.

Callidina.

Sechs den Vorderrand des Prostomas umsäumende Zellen (granulirte Zellen) werden in die Tiefe verlagert und theilen sich dann (bei *Eosphora* findet die erste Theilung in 12 schon während des Versinkens statt) derart, dass eine zwischen Ectoderm und Entoderm unter dem früheren Prostoma gelegene Zellplatte entsteht.

An derselben Stelle, wo sich das Ectoderm über den granulirten Zellen schloss, senkt es sich breit ein und vertieft sich sodann zu einem cylindrischen auf die Zellplatte stoßenden Rohr = Mund- und Schlundanlage.

Weiterhin gestaltet sich die aus den granulirten Zellen hervorgegangene Platte zu einem ovalen Körper, in dem ein Spaltraum auftritt, der zunächst mit dem Schlund und sodann mit dem Mitteldarm communicirt = Pharynxanlage.

Capitella.

Zwölf den Rand des Prostomas umsäumende Zellen, die sog. Oesophagoblasten, versinken während und nach seinem Verschlusse in die Tiefe und bilden in Folge weiterer Theilungen eine zwischen Ectoderm und Entoderm unter dem früheren Prostoma gelegene Zellplatte.

An derselben Stelle, wo sich der Blastoporus geschlossen hatte, entsteht eine flache, von einem Kranze ectodermaler Zellen, den sog. Stomatoblasten begrenzte Einstülpung, die sich weiterhin zu einem nach außen mündenden, auf die Zellplatte stoßenden Bulbus gestaltet = Mund- und Stomaanlage.

Die aus den Oesophagoblasten entstandene Zellplatte entwickelt sich zu einem gefalteten (im Schnitte in Form von 2 oder 3 dem Stoma aufsitzenden Taschen erscheinenden) Schlauch, der zunächst mit dem Stoma und dann auch mit dem Mitteldarm communicirt = Oesophagus-Pharynxanlage.

Man sieht, dass, sobald nur für granulirte Zellen und Pharynx Oesophagoblasten und Oesophagus-Pharynx, und für die betreffenden Ectodermzellen und Schlund Stomatoblasten und Stoma gesetzt wird, die beiderseitige Übereinstimmung so weit geht, dass nur eine wenig allgemeiner gehaltene Fassung nöthig wird, um die Stomodäumbildung

in den gegenübergestellten Formen durch folgenden für beide gleicherweise gültigen Satz zum Ausdruck zu bringen: Sowohl bei (gewissen) Rotatorien, als auch bei (gewissen) Anneliden entsteht das Stomodäum aus zwei von einander durchaus unabhängigen Anlagen, und zwar wird zuerst der Oesophagus-Pharynx in Form einer (von den Oesophagoblasten abstammenden) Zellplatte und sodann das Stoma in Form einer mit dieser Platte in Verbindung tretenden (die Stomatoblasten enthaltenden) Ectodermeinstülpung angelegt.

In Betreff der für den Rotatorien-Pharynx so charakteristischen Drüsen hat uns zwar *Capitella* im Stiche gelassen, aber dieser Mangel erstreckt sich nicht etwa auf alle Anneliden, sondern ist offenbar secundär erlitten, indem ja KLEINENBERG (86 pag. 159) für *Lopadorhynchus* nachgewiesen hat, dass sich im Laufe der Entwicklung dieses Wurmes im »bleibenden Schlunde« (Oesophagus-Pharynx) in Form eines unpaaren dorsalen Fortsatzes und zweier seitlicher Falten eine unpaare dorsale und zwei seitliche Schlunddrüsen entwickeln (vergl. auch oben pag. 118), und indem ferner nach WILSON (92 pag. 418) bei *Nereis* zu beiden Seiten des sich entwickelnden Stomodäums (Oesophagus-Pharynx) je ein, wie der Autor sagt, unzweifelhaft von letzterem abstammender Zellhaufen angetroffen wird, aus dem die stomodäalen Drüsen (pharyngealen Drüsen) hervorgehen. Der Unterschied aber, dass das Material für diese Drüsen im einen Falle (Rotatorien) direct von der Zellplatte, im anderen Falle dagegen erst dann abgespalten wird, nachdem sie bereits in der Umwandlung zum Oesophagus-Pharynx begriffen ist, kann kaum als wesentliche Abweichung in Betracht kommen.

Prostoma und Blastoporus. Gegensatz der Auffassungen von Lankester und Haeckel. Das Verhalten von Capitella spricht zu Gunsten des Letzteren.

Bevor ich auf Grund der vorhergehenden Abschnitte das Stomodäum weiter erörtere, ist es nothwendig, die Beziehungen zwischen Blastoporus und Prostoma ins Auge zu fassen.

Im ersten Theil dieser Arbeit (vergl. pag. 42) wurde constatirt, dass bei *Capitella* die Gastrulation bald derart verläuft, dass sich zunächst der Blastoporus schließt, und sodann erst embolisch der Urdarm zur Ausbildung gelangt, bald derart, dass dieser embolische Process noch vor dem Blastoporusschluss eingeleitet wird. Ersterer Modus, bei dem es über-

haupt zu keiner Ausmündung des Urdarmes kommt, könnte zu Gunsten Lankester's (77 pag. 400) ausgelegt werden, welcher der letzten Spalte der sich schließenden Keimblase nicht ohne Weiteres die Bedeutung eines Urmundes zuzuerkennen vermochte und daher den Terminus Blastoporus schuf. Letzterer Modus dagegen, bei dem, wenn auch nur ganz vorübergehend, der Urdarm eine äußere Mündung erlangt, könnte im Sinne Haeckel's (77 pag. 86) Verwerthung finden, der die betreffende Spalte als Urmund oder Prostoma deutete. Ich möchte nun nicht etwa den Eindruck erwecken, als ob ich beabsichtigte, eine so wichtige Frage wie die vorliegende durch meine an *Capitella* gemachten Erfahrungen im Allgemeinen zur Entscheidung zu bringen, sondern nur aussprechen, dass ich auf Grund dieser Erfahrungen mich denjenigen Forschern anschließe, welche den Haeckel'schen Standpunkt einnehmen und daher in der Blastoporusspalte ein Prostoma erblicken. Denn, einerlei, ob der embolische Process (bei *Capitella*) vor oder nach dem Verschlusse des Blastoporus sich abspielt, immer kommt doch die Spalte des Urdarmes in die innigste Berührung, sei es mit dem noch offenen, sei es mit dem bereits geschlossenen Blastoporus. Und wie ließe es sich verstehen, dass in der Entwicklung eines Thieres ein sich weiterhin wieder vollständig in seine Zellelemente auflösender Urdarm recapitulirt wird, wenn dieser Urdarm in phylogenetischem Sinne keine Mündung nach außen besessen hätte? Eine andere Mündung aber, als der mit der Urdarmbildung zeitlich und örtlich nahezu coincidirende Blastoporus, kann nicht in Betracht kommen, indem der definitive Mund erst Einen Tag später, nachdem sich die Oesophagusanlage bereits zwischen Urdarm und Ectoderm eingesenkt hat, als Einstülpung des letzteren zur Anlage kommt.

Prostoma, Stoma und Oesophagus-Pharynx. Secundäre Entstehung der definitiven Mundöffnung. Nachdrückliche Betonung dieses Factums durch Goette und Metschnikoff. Erklärung desselben erst durch den ontogenetischen Nachweis der zwiefachen Stomodäumanlage ermöglicht. Wichtigkeit der von Zelinka ausgesprochenen Ansicht, dass der Pharynx-Oesophagus ein älteres Gebilde darstellt als das Stoma. Goette's, Metschnikoff's und Zelinka's Annahme, dass der Pharynx-Oesophagus durch eine Ectodermeinstülpung entstehe, und dass das Prostoma zur Oesophagus-Mitteldarmbildung werde, mit den ontogenetischen Thatsachen unvereinbar. Phylogenetische Reconstruction der Stomodäumbildung auf Grund dieser Thatsachen. Ausbildung der Bewaffnung und Retractilität

des vorderen Oesophagusabschnitts (Pharynx) als Ursache der secundären Stomabildung. Das der Reconstruction widersprechende ontogenetische Vorauseilen des Stomas durch die Nothwendigkeit bedingt, den definitiven Mund möglichst rasch zur Ausbildung zu bringen. Dieses Vorauseilen wird zugleich zur Ursache für eine abgekürzte Entwicklung des Oesophagus-Pharynx, so dass fälschlich das Stoma für das primäre und der Oesophagus für das secundäre Organ gehalten wird. Verschiedene Grade dieser abgekürzten Entwicklung bei Capitella, den Rotatorien und Lopadorhynchus. Diese abgekürzte Entwicklung erklärt auch den vorübergehenden Schluss des Prostomas. Die ontogenetisch auftretende Rückbildung eines Theiles des Stomodäums bei Lopadorhynchus und Aulostoma kein typischer Vorgang.

Aus einer großen Anzahl embryologischer Untersuchungen an sehr verschiedenen Thiergruppen, die hier zu citiren ich mir versagen muss, hat sich ergeben, dass in der Regel das Prostoma, einerlei, ob es sich gleich ganz, nur theilweise oder gar nicht schließt, nicht zur definitiven Mundöffnung wird, sondern dass diese vielmehr einer nachträglichen Ectodermeinstülpung, durch welche das Prostoma in die Tiefe gerückt wird, ihre Entstehung verdankt.

Kein Forscher hat der Feststellung dieses Factums mehr Sorgfalt gewidmet, und die Verbreitung desselben im Kreise sehr verschiedener Thiergruppen mit mehr Nachdruck betont, als Goette. Ich beschränke mich darauf, aus dem vergleichenden Theil seiner Untersuchungen (84 pag. 90) den nachfolgenden zusammenfassenden Satz zu citiren: »Für die Dendrocölen und Nemertinen, Nematoden und Chätopoden wurde bereits der Beweis erbracht, dass ihre Schlundbildung sich in ganz gleicher Weise, durch eine Einstülpung des Ectoderms rund um das offene oder geschlossene orale Prostomaende vollzieht, so dass das letztere niemals direct zum Munde, sondern zur Öffnung des Darmes in den Schlund wird. Dies lässt sich nach Whitman auch auf die Hirudineen und nach Metschnikoff und Hatschek auf *Phoronis* und *Sipunculus* ausdehnen, so dass es sich auch bei *Phascolosoma* und *Thalassema*, deren Prostomarest sich direct in den Mund verwandeln sollte, wahrscheinlich um die gleiche Schlundbildung handelt. Diese Übereinstimmung aller genannten Würmer in der Schlundbildung dürfte aber eine noch allgemeinere Bedeutung haben, wenn man berücksichtigt, dass auch die nächsten Verwandten der Dendrocölen, die Rhabdocoela und Acoela, die gleiche Bildung aufweisen; denn

dies lässt vermuthen, dass dieselbe schon von den gemeinsamen Stammformen aller hier verglichenen Würmer ererbt sei.«

Neben Goette ist ferner noch Metschnikoff zu nennen als einer Derjenigen, die dieses auffällige Verhalten nicht bloß constatirt, sondern in ihm offenbar auch einen in phylogenetischer Hinsicht bedeutungsvollen Vorgang vermuthet haben. So schreibt er in der dritten seiner vergleichend-embryologischen Studien (82 pag. 298): »Auch in späteren Stadien schließt sich der Blastopor [nämlich derjenige der *Polygordius*-Larve] nicht, sondern erhält sich, wird aber ins Innere des Larvenkörpers versenkt, was als Folge einer Neubildung des Oesophagus zu Stande kommt. Das letztgenannte Organ ist ectodermalen Ursprungs und bildet einen geräumigen trichterförmigen Körper, welcher nach außen durch eine große ebenfalls kreisrunde oder etwas ovale definitive Mundöffnung mündet.«

Aber zum Verständnisse des auffälligen Verhaltens, insbesondere zur Beantwortung der Frage, warum denn nun eigentlich das Prostoma in die Tiefe verlegt wird, und warum denn ein neuer Mund zur Ausbildung gelangt, fehlte diesen genannten Autoren doch das hierfür wesentlichste ontogenetische Element, nämlich der Nachweis, dass das Stomodäum sich aus zwei von einander durchaus unabhängigen Anlagen aufbaut, der Nachweis, wie er theilweise von Kleinenberg für *Lopadorhynchus* (s. oben pag. 119), sodann vollständig für die Rotatorien durch Zelinka (s. oben pag. 122) und für *Capitella* durch mich hier (s. oben pag. 114—117) geliefert wurde.

Kleinenberg kam dadurch, dass er nur späte Stadien untersuchte, sowie dadurch, dass bei *Lopadorhynchus* das Stoma wieder rückgebildet wird, nicht dazu, in diese Verhältnisse einen klaren Einblick zu gewinnen; wie aber da, wo einmal auch nur die Thatsache der zeitlich und örtlich getrennten Anlage der beiden Stomodäumcomponenten zum Bewusstsein gekommen war, sich auch zwingend zu solchem Einblick geeignete Erwägungen einzustellen begannen, das möge der Leser aus folgendem, in seiner Tragweite entfernt nicht, wie er es verdiente, von den Embryologen gewürdigte Satz Zelinka's beweisen. Derselbe lautet (91 pag. 136):

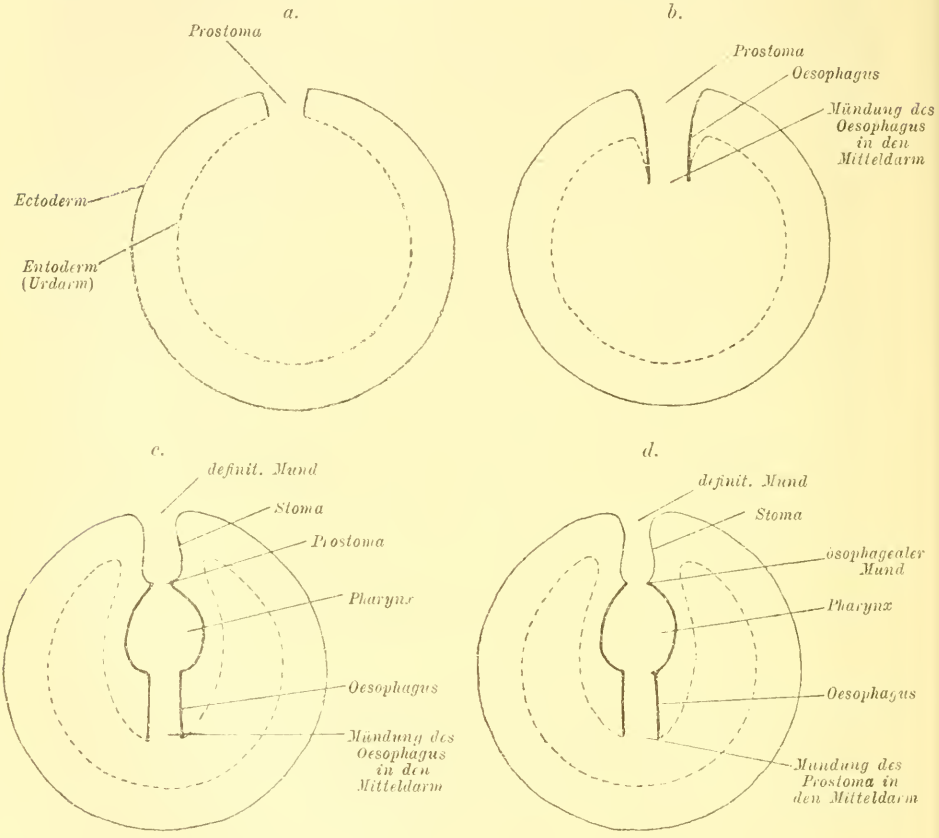
»Diese gekörnten [granulirten] Zellen scheinen mir die Umrandung des eigentlichen Prostoma vorzustellen, welches, wie Goette ausführt, bei verwandten Thieren, bei Dendrocölen, Nemertinen, Nematoden und Chätopoden nicht zum Munde, sondern zur Öffnung des Darmes

in den Schlund wird. Dies ist auch hier anzunehmen. Demnach hätten wir uns zu denken, dass die ursprüngliche Schlundwandung aus dem Ectoderm hervorgegangen ist und das Prostoma durch die Einstülpung in die Tiefe verlegt wurde und in den entodermalen Darmtheil führte. Später bildete sich eine besondere Bewaffnung dieses primären Schlundes aus, welcher der Zerkleinerung der aufgenommenen Nahrung dienend, mehr in die Tiefe rückte und einer neuen ectodermalen Einstülpung, welche die Zufuhr übernahm, Platz machte. Wir haben, meiner Meinung nach, den bleibenden Schlund der Räderthiere als eine secundäre Bildung anzusehen, wodurch die erste Einstülpung der granulirten Zellen als primäre Schlundbildung eine Erklärung findet. Der Schlundkopf der Räderthiere ist demnach als älteres Gebilde anzusehen, wie das Mundrohr, welches mannigfachen Umbildungen ausgesetzt ist.«

Der erste Theil dieser Ausführungen, insbesondere die Vorstellung Goette's und Metschnikoff's, die sich Zelinka ohne Noth zu eigen macht, die Vorstellung nämlich, dass das Prostoma »zur Öffnung des Darmes in den Schlund wird«, scheint mir, wie sich aus Nachfolgendem ergeben wird, schwer in phylogenetischem Sinne vorstellbar und überdies weder mit Zelinka's, noch mit meinen eigenen ontogenetischen Feststellungen vereinbar. Durchaus zutreffend erscheint mir dagegen der letzte Theil seiner Ausführungen, insbesondere der Schlusssatz: »Der Schlundkopf der Räderthiere ist demnach als älteres Gebilde anzusehen wie das Mundrohr«, ein Satz, der nach meiner Terminologie lautet: »Der Oesophagus-Pharynx der Räderthiere [und Anneliden etc.] ist demnach als älteres Gebilde anzusehen als das Stoma.« Wäre die Annahme Goette's, Metschnikoff's und Zelinka's, dass der Oesophagus-Pharynx vermöge einer ersten Ectodermeinstülpung zu Stande gekommen und das Prostoma in Folge dieser als Oesophagus-Mitteldarm-Mündung in die Tiefe gerathen sei, richtig, so müssten wir in phylogenetischem Sinne außer dem Prostoma in seiner Doppeleigenschaft als Urmund und als spätere Stomodäum-Mitteldarm-Mündung, sowie außer der späteren definitiven Mundöffung (Mündung des Stomas nach außen) noch eine vorübergehend existirende dritte Mundöffnung setzen, nämlich die, durch welche jene vermeintliche, den Oesophagus-Pharynx bildende Einstülpung so lange nach außen mündete, bis die weitere, das Stoma bildende Einstülpung mit dem definitiven Munde zu Stande

gekommen war; es müsste mit anderen Worten vorübergehend ein ösophagealer Mund existirt haben, so dass wir demnach Prostoma, ösophagealen Mund und stomalen Mund zu unterscheiden hätten (vergl. Holzschnitt *d*).

Nun weiß aber keine der beiden hierfür allein in Betracht kommenden ontogenetischen Untersuchungen, nämlich weder die von



Zelinka selbst, noch die von mir gelieferte, von einer solchen mit der Oesophagus-Pharynx-Bildung einhergehenden Einstülpung, resp. von einem vom Prostoma unabhängigen ösophagealen Munde etwas zu berichten; dagegen verläuft diese Bildung in beiden Fällen derart, dass eine gewisse Anzahl ectodermaler, das Prostoma begrenzender Zellen versinken, dass aus den Derivaten dieser Zellen der Oesophagus-Pharynx hervorgeht, und dass erst hierauf in Folge der thatsächlich in Form einer ectodermalen Einstülpung zu Stande kom-

menden Stomaanlage das Prostoma in die Tiefe sinkt. Sowohl Goette, als auch Metschnikoff hatten von der unbhängigen Anlage eines Oesophagus-Pharynx überhaupt keine Kenntnis, sie kannten nur den anderen Stomodäumcomponenten, das Stoma, sowie das Prostoma; und da die zur Stomabildung führende Ectodermeinstülpung, wie sie richtig beobachtet hatten, in allen Fällen gerade an der Stelle erfolgt, wo das offene oder geschlossene Prostoma seine Lage hat, so konnten jene Autoren mit Recht vermuthen, dass das Prostoma »zur Öffnung des Darmes in den Schlund werde«, nicht aber Zelinka, dem die beiden Stomodäumcomponenten bekannt waren.

Auf Grund des ontogenetischen Verhaltens müssen wir nach alledem in phylogenetischem Sinne folgende Schritte der Stomodäumbildung annehmen. Im ersten oder im Gastrulastadium mündete der Urdarm durch das Prostoma nach außen (Holzschnitt *a*). Im zweiten entwickelte sich von dem ectodermalen das Prostoma begrenzenden Zellenringe aus ein ectodermales Rohr, der Oesophagus. Dieses Rohr behält als äußere Mündung das Prostoma, und seine Mündung in den Urdarm, resp. Mitteldarm geht zwar vom Prostoma aus, fällt aber nicht mit diesem zusammen, mit anderen Worten, es erfolgt keine Einstülpung, und es kommt daher auch nicht zur Bildung eines neuen ösophagealen Mundes (Holzschnitt *b*). Im dritten Stadium endlich wird der vordere Abschnitt des Oesophagus unter Ausbildung einer Bewaffnung als Rüssel oder Pharynx allmählich ein- und ausziehbar, und erst in Folge dieses Processes bildet sich eine neue Ectodermeinstülpung, das Stoma, durch welche das Prostoma in die Tiefe gerückt wird. Die distale, nach außen führende Mündung des Stomas repräsentirt den definitiven Mund, und die in den Oesophagus-Pharynx führende Mündung repräsentirt das Prostoma (Holzschnitt *c*).

Diese phylogenetische Reconstruction ist kein Act der Phantasie, sondern eine getreue Übersetzung der im Vorhergehenden mitgetheilten ontogenetischen Thatsachen. Selbst die als Motiv für die Bildung des Stomas gesetzte allmähliche Ausbildung der Retractilität des Oesophagus ist ein bei den meisten der in Betracht kommenden Formen heute noch verwirklichter Zustand. Vergleichen wir indessen diese Reconstruction mit dem wirklichen ontogenetischen Verlaufe, so fehlt es doch nicht an einer bedeutsamen zeitlichen Verschiebung. Der phylogenetisch ältere Oesophagus-Pharynx kommt zwar noch vor dem in demselben Sinne jüngeren Stoma zur

Anlage, aber nicht mehr vor ihm zur Ausbildung, indem sowohl bei Rotatorien als auch bei Anneliden das Stoma schon eingestülpt wird, während der Oesophagus-Pharynx erst als Zellplatte figurirt. Es ist klar, dass wir es hier mit einem ontogenetischen Vorauseilen der Stomabildung zu thun haben, welches seinerseits wieder eine abgekürzte Entwicklung des Oesophagus-Pharynx hervorgerufen hat. Dass, nachdem einmal die definitive Mundöffnung an das Stoma gebunden war, der ontogenetische Process dahin tendiren musste, immer rascher diesen definitiven Mund zur Ausbildung zu bringen, ist leicht einzusehen. Dies war aber hinwiederum nur unter der Bedingung möglich, dass der Oesophagus-Pharynx nicht erst als mit dem Prostoma nach außen mündendes Organ fungirte (wie es bei strenger Recapitulation zu geschehen hätte), sondern bereits vor seiner Ausbildung sammt dem Prostoma in die Tiefe gedrängt wurde. Sowohl bei den Rotatorien, als auch bei *Capitella* ist diese ontogenetische Verkürzung in Bezug auf den Oesophagus-Pharynx bereits so weit fortgeschritten, dass letzterer zur Zeit, wo sich das Stoma einstülpt, erst eine Zellplatte repräsentirt; immerhin sind aber die beiden Acte, nämlich das Versinken der Oesophagoblasten, resp. ihre Vermehrung sowie Gruppirung zu einer Zellplatte einer- und die zur Stomabildung führende Ectodermeinstülpung andererseits, noch durch einen beträchtlichen Zeitraum von einander geschieden. Setzen wir nun aber den Fall, dass diese Verkürzung bei den genannten Formen weitere Fortschritte mache, oder bei anderen schon gemacht habe, so wird ein Stadium eintreten können, wo die das Stoma bildende Ectodermeinstülpung schon erfolgt, bevor sich noch die um den Rand des Prostomas gruppirten Oesophagoblasten vermehrt und zu einer wohl unterscheidbaren Anlage gesondert haben. Dann würde aber der Schein entstehen, als ob die sich vermehrenden und zur Oesophagus-Pharynx-Anlage gruppirenden Oesophagoblasten ein Product des Stomas wären, und man würde (ohne Kenntnis der Fälle mit geringerer Verkürzung der Oesophagusentwicklung) ganz im Gegensatze zum wahren Sachverhalt dazu kommen, das Stoma für das ältere, primäre und den Oesophagus-Pharynx für das jüngere, secundäre Gebilde zu halten.

Nun, wenn Kleinenberg richtig vermuthet, und bei *Lopadorhynchus* die zellige Anlage des Oesophagus-Pharynx wirklich sich erst nach der Einstülpung des Stomas von den Wandungen des

letzteren abspaltet (vergl. oben pag. 118), so hätten wir bei dieser Annelide den von mir erwogenen Fall weiterer Verkürzung verwirklicht, und es würde dies ein lehrreiches Beispiel dafür sein, wie durch ontogenetische Verkürzung die Geschichte eines Organs gefälscht werden kann.

Diese Verkürzung ist geeignet, auch noch auf ein anderes Phänomen, das im Verlaufe der Stomodäumbildung vieler Thiere constatirt wurde, Licht zu werfen, nämlich auf den vorübergehenden Schluss des Prostomas. Die Frage, warum das Prostoma nicht direct zum definitiven Munde wird, warum es in die Tiefe rückt, haben wir dahin beantwortet, dass das Prostoma als früherer ösophagealer Mund durch eine jüngere, den definitiven Mund herstellende Ectodermeinstülpung, nämlich durch das Stoma, in die Tiefe verlegt wird, so dass es von da ab die Mündung des Stomas in den Oesophagus-Pharynx zu bilden hat. Warum bleibt nun aber diese Mündung nicht in allen Fällen erhalten? warum schließt sich bei so vielen Thieren das Prostoma, so dass der Durchbruch zwischen Stoma und Oesophagus-Pharynx nachträglich, sei es genau an der Stelle, wo sich das Prostoma geschlossen, sei es im Bereiche derselben, von Neuem zu geschehen hat?

Ich habe schon oben pag. 43 bei der Schilderung des thatsächlichen Verlaufes der Stomodäumentwicklung hervorgehoben, dass der eigenthümliche Einschluss der Oesophagoblasten (welcher derart erfolgt, dass die betreffenden Zellen ganz allmählich kurz vor und kurz nach dem Schlusse des Prostomas einzeln in die Tiefe sinken) es ermöglicht, dass, bevor noch alle Oesophagoblasten versunken sind, die Umgebung des Prostomas bereits theilweise von ursprünglich mehr peripher gelegenen Zellen, nämlich von den Stomatoblasten, besetzt wird. Auf Grund der vorhergehenden allgemeinen Erörterungen können wir nun aber dieses Verhalten auch so charakterisiren, dass wir sagen: in Folge des Vorauseilens der Stomaentwicklung werden die Oesophagoblasten zusammen- und in die Tiefe gedrängt, und die nachrückenden Stomatoblasten bringen das Prostoma zum Verschlusse. Der vorübergehende Verschluss des Prostomas würde demnach lediglich eine secundär durch die abgekürzte Stomaentwicklung hervorgerufene Erscheinung ohne tiefere Bedeutung sein, womit ja auch gut übereinstimmt, dass Fälle constatirt wurden, wo sich das Prostoma überhaupt nicht oder doch nur theilweise schließt.

Schließlich möchte ich noch des auffälligen Factums gedenken,

dass bei *Lopadorhynchus* der eine Stomodäumcomponent im Laufe der Entwicklung wieder zurückgebildet wird. Kleinenberg selbst hat schon durch den Satz (86 pag. 170): »und wahrscheinlich ist auch die Bildung des Schlundes durch Substitution mit Ausschließung des ganzen ursprünglichen Organs nicht der gewöhnlichste Fall bei den Anneliden« ausgesprochen, dass es sich bei der fraglichen Schlundbildung wohl nicht um einen typischen Vorgang handele. Ich bin nun durch präcise Gegenüberstellung eines ähnlichen Falles, nämlich der durch Bergh (85 pag. 269) geschilderten Stomodäumbildung von *Aulostoma* dazu gekommen, einen positiven Anhalt dafür zu liefern, dass es sich in der That nicht um ein typisches Verhalten handeln kann; denn bei *Lopadorhynchus* ist es nach der hier gebrauchten Nomenclatur das Stoma, welches untergeht, während der Oesophagus-Pharynx bestehen bleibt, und bei *Aulostoma* ist es umgekehrt der Oesophagus-Pharynx, der untergeht, während das Stoma erhalten bleibt.

Das Proctodäum. Seine ephemere Anlage. Seine Rückbildung in Folge der Brutpflege. Ähnliches Verhalten bei anderen Anneliden sowie bei Mollusken?

Im ersten Theil (pag. 53 und 56, Fig. 63 *Pm*) wurde beschrieben, wie am Ende des 4. Tages am hinteren Körperpole des Embryos eine conische, ectodermale Zellknospe auftritt, welche sich fest dem Urdarme anschmiegt, um am nächsten Tage gleichzeitig mit der Auflösung des Urdarmepithels wieder zu verschwinden. Es konnte kein Zweifel darüber bestehen, dass wir in diesem, wahrscheinlich aus der X-Generation, und zwar aus den Derivaten der *x* und *x* hervorgegangenen ephemeren Gebilde die Anlage eines Proctodäums zu erkennen haben. Die Thatsache, dass ein Proctodäum zwar zur Anlage, aber nicht zur Ausbildung gelangt, ließ sich als ein Glied jener Reihe cänogenetischer Erscheinungen begreifen, welche in letzter Instanz dadurch bedingt sind, dass sich bei *Capitella* an Stelle der directen Entwicklung durch eine typische Trochophora Brutpflege oder ein colossaler Dotter ausgebildet hat. Denn mit der Rückbildung des Urdarmepithels und der Verzögerung der Mitteldarmbildung bis zum Ausschlüpfen der Embryonen (zu welcher Zeit ja auch erst der Durchbruch des Oesophagus-Pharynx in den Mitteldarm sowie der Durchbruch des Afters erfolgt), ist natürlich auch die Ausbildung dieses kraft der Vererbung so früh in die Erscheinung tretenden Proctodäums überflüssig geworden.

Wäre die Rückbildung dieser ephemeren Anlage nur noch um Weniges weiter fortgeschritten (was nur eine Frage der Zeit sein kann), so möchte es schon schwer gehalten haben, in ihr das Residuum eines Proctodäums zu erkennen, und wir hätten zu constatiren gehabt, dass bei *Capitella* überhaupt kein Proctodäum zur Ausbildung komme.

Ich bringe das aus dem Grunde hier zur Sprache, weil auch von verschiedenen anderen Anneliden angegeben wurde, dass der After erst sehr spät, und zwar ohne erhebliche Betheiligung des Ectoderms durchbreche, indem es sich in diesen Fällen um eine ähnliche secundäre Einbuße des Proctodäums handeln und durch wiederholte Untersuchung vielleicht eine ähnliche ephemere Anlage nachgewiesen werden könnte.

Und Gleiches gilt für einen Thiertypus, in welchem der Mangel oder doch jedenfalls die mangelhafte Ausbildung eines Proctodäums zur Regel geworden zu sein scheint, nämlich für die Mollusken. Schreibt doch v. Erlanger in dieser Hinsicht (92 pag. 390): »Die Abwesenheit eines ectodermalen Enddarmes oder Proctodäums ist sicherlich für die Mollusken charakteristisch und bildet einen Fingerzeig für ihre nahe Verwandtschaft mit den Plattwürmern, welche überhaupt keinen After besitzen, wenn man die Nemertinen nicht zu den Plathelminthen stellt.«

In diesem Umfange lässt sich jedenfalls v. Erlanger's Satz nicht aufrecht erhalten, indem ja von Seiten verschiedener und zuverlässiger Beobachter, wie Kowalewsky's, Hatschek's etc., das Vorhandensein eines, wenn auch wenig ausgebildeten Proctodäums schon constatirt wurde. Und künftige besondere Beachtung dieser Verhältnisse dürfte vielleicht auch bei manchen Mollusken noch zur Entdeckung eines ähnlichen »ephemeren Proctodäums« führen, wie es hier für eine Annelide nachgewiesen werden konnte.

5. Das Nervensystem.

Zusammenfassung seiner Entwicklung bei Capitella. Anlage des Gehirns. Die Encephaloblasten v. Wistinghausen's. Anlage der Bauchplatten aus Derivaten des Neuroteloblasts und der Somatoblasten. Entsprechendes Verhalten von Nereis. Entstehung der Bilaterie. Querreihen von Zellen als Vorläufer der Segmentirung. Augenblasen. Entstehung des Schlundringes. Abschnürung der Bauchstrangganglien. Abweichendes Verhalten des Subösophagealganglions. Concrescenz der Bauchplatten. Ausbildung der

Ganglien. Neuroglia. Schlundnervensystem. Seine Abstammung vom Subösophagealganglion.

Bei Embryonen vom 4. Tag lässt sich erkennen, dass die distal von der Prototrochanlage gelegene Ectodermkuppe, also die des Prostomiums, mehrschichtig geworden ist: wir haben die zunächst durchaus unpaare Anlage des Gehirns, die Scheitelplatte, vor uns (pag. 46, Fig. 58 u. 59). v. Wistinghausen (91 pag. 54) meinte, dass die Mikromeren der 1. Generation $a1$ — $d1$, die von ihm sog. Encephaloblasten, längere Zeit am oberen Pole ungetheilt verharrten, um sodann ausschließlich das Material für das Gehirn und die Sinnesorgane des Kopfes zu liefern — ein bereits durch Wilson (92 pag. 402) nachgewiesener Irrthum, indem ja dieses 1. Mikromerenquartett zahlreiche Theilungen zur Bildung anderer Organanlagen (Prototroch, Rosette) erleidet, bevor es in seinen letzten teloblastisch zu Stande gekommenen Descendenten, die Wilson wegen ihrer charakteristischen Anordnung als Kreuz bezeichnet hat (vergl. pag. 28 und Fig. 35), zum Theil wenigstens, in der Gehirnanlage aufgeht. Ein apicaler Wimperschopf kommt zwar bei *Capitella* nicht zur Ausbildung, wohl aber sind die betreffenden Bildungszellen, Wilson's Rosette, sehr charakteristisch vertreten (pag. 24 und 47, Fig. 32 und 35).

An denselben Embryonen, an welchen derart die Scheitelplatte zur Anlage gelangt ist, lässt sich auch schon ventral zwischen Prototroch- und Paratrochanlage jederseits von der Medianlinie eine dichtere Gruppirung der ectodermalen Zellen als erste Andeutung des ectodermalen Keimstreifes oder der Bauchplatten, also derjenigen Anlage erkennen, aus welcher der Bauchstrang und die Chätopodien hervorgehen (pag. 47, Fig. 58 und 59). Die wenigstens theilweise (und weiterhin noch viel deutlicher hervortretende) reihenförmige Anordnung der betreffenden Zellen drängt zu dem Schlusse, dass wir es in einem Theil der Anlage mit Derivaten von Teloblasten zu thun haben, und es gelang mir auch wenigstens Einen solchen jederseits nachzuweisen. Ich habe denselben als Neuroteloblast bezeichnet (Fig. 59 und 60 *N.T*), weil mir es wahrscheinlich geworden ist, dass von ihm speciell ein Theil des Bauchstrangmaterials abstammt. Weitaus die meisten dieser Bauchplattenzellen haben aber einen anderen Ursprung, sie sind nämlich Producte der beiden Somatoblasten, und zwar stellen die vorderen Zellenderivate von *M*, und die hinteren solche von *N* dar. Wie im ersten Theil ausführlich dargelegt wurde (pag. 11, 13, 15, 26, 27 und 39),

begründet dieser Nachweis einen der wesentlichsten Unterschiede von *Capitella* gegenüber *Nereis* nach Wilson's Darstellung, indem dieser Autor die Bauchplatten ausschließlich als Producte von *X* hinstellt und *M* total in der Mesoblastbildung aufgehen lässt. Die Thatsache aber, dass auch nach v. Wistinghausen's Darstellung bei *Nereis* ein Theil der Derivate von *M* als »untere Urzellen des Rumpfes« an der Zusammensetzung der Bauchplatten Theil nehmen, macht es wahrscheinlich, dass sich Wilson in diesem Punkte geirrt hat.

Als nächste Veränderung an der Scheitelplatte ist (am 5. Tage), abgesehen von der bedeutenden Vermehrung der sie constituirenden Zellen, eine mediane, weiterhin immer tiefer greifende Einbuchtung als erste Andeutung der Bilaterie hervorzuheben (pag. 55, Fig. 65 und 66 *G*).

Die Bauchplatten treten nun reliefartig als zwei von der Mund- bis zur Paratrochregion verlaufende, durch das Neurotrochoid getrennte Ovale hervor (pag. 55, Fig. 65), deren Zellen die bereits erwähnte Anordnung in Längsreihen zum Theil sehr deutlich erkennen lassen (Fig. 67).

Am 6. Tage ist die Bilaterie der Gehirnanlage bereits vollkommen durchgeführt. An Stelle der ursprünglichen Scheitelplatte sehen wir nämlich die Anlagen der zwei Gehirnganglien, welche durch eine mittlere in der Bildung begriffene Faserbrücke, die Gehirncommissur, zusammenhängen (pag. 58, Fig. 72 und 74). Vorn und seitlich (wo die Augen in der Bildung begriffen sind) hängen diese Ganglien continuirlich mit dem Ectoderm zusammen, im Übrigen werden sie von einer sehr dünnen Membran gegen den Dotter hin begrenzt.

Die Bauchplatten haben, entsprechend der Verlängerung des Somas, an Länge und auch erheblich an Breite zugenommen, so dass das mediane Neurotrochoid bedeutend eingeengt erscheint (pag. 58, Fig. 72). Diesem Wachsthum entsprechend haben sich auch die die Platten zusammensetzenden Zellen stark vermehrt und zugleich derart angeordnet, dass nun deutliche Querreihen als Vorläufer der bevorstehenden Segmentirung zum Vorschein kommen (Fig. 73).

Vom 6. bis 7. Tage haben sich im Anschlusse an die Entstehung der Augenblasen an der ventralen Seite des Gehirns zwei Hügel gebildet (Fig. 78 *G*), und aus diesen Hügeln sind im Laufe des 7. Tages zwei faserige, nach hinten und medianwärts dem künftigen

unteren Schlundganglion zu gerichtete Stränge ausgewachsen (pag. 60, Fig. 79 *S.R*). Diese als Fortsetzungen der Gehirncommissur (Fig. 74) ausgewachsenen (und sicher nicht in situ vom Ectoderm abgespaltenen) Stränge repräsentiren die Anfänge der Schlundringcommissuren.

Die am vorhergehenden Tage lediglich durch die reihenförmige Anordnung der Zellen angedeutete Segmentirung der Bauchplatten kommt nun durch deutliche Grenzlinien zum Ausdruck. Es lassen sich etwa 7—8 Segmente unterscheiden, und zwar um so ausgebildetere, je weiter nach vorn (pag. 60, Fig. 76—80 *Bn*). Aus Querschnitten ergiebt sich ferner, dass von den medialen Partien der segmentirten Bauchplatten jederseits rundliche Portionen als Anlagen der Bauchstranggangliен in Abschnürung begriffen sind (Fig. 82 *B.G*), eine ebenfalls von vorn nach hinten gerichtete Sonderung, die erst am nächsten Tage äußerlich in die Erscheinung tritt. Zur Zeit also, wo das Gehirn bereits einen hohen Grad von Selbständigkeit darbietet, deutliche Nervenfasern enthält, die Augen innervirt und die Schlundringcommissuren gebildet hat, sind die künftigen Bauchstranggangliен erst durch medial von den Bauchplatten sich abgliedernde Zellhaufen vertreten, und zwar durch Zellhaufen, die median ventral noch durch einen breiten Ectodermstreif, nämlich durch das Neurotrochoid, von einander getrennt sind. Ein Ganglion aber, und zwar das erste des künftigen Bauchstranges, nämlich das untere Schlundganglion oder Subösophagealganglion, welches hinter dem Munde da seine Lage hat, wo die Bauchplatten mit der Pharynx-Oesophagus-Anlage zusammenstoßen (Fig. 76 *U.G*), macht hiervon eine Ausnahme; denn dieses stellt, wie sich aus Querschnitten ergiebt (Fig. 85 *U.G*), schon jetzt ein einheitliches Gebilde dar, in dem sogar, ähnlich wie in dem Gehirne, bereits Fasern zur Ausbildung gelangt sind.

Ich lege diesem abweichenden Verhalten des subösophagealen Ganglions im Hinblicke auf weiterhin zur Sprache kommende Probleme eine hohe Bedeutung bei, und es wäre daher auch von großem Interesse gewesen, zu erfahren, ob dieses Ganglion in situ entstanden, oder aber, ob es, eben so wie die nachfolgenden, durch (nur viel früher stattgehabte) Concrescenz der Vorderenden der Bauchplatten zur Anlage gelangt ist. Meine Präparate boten mir leider für die Entscheidung dieser Frage keine genügenden Anhaltspunkte, und es sei daher künftigen Forschern empfohlen, hierauf zu achten.

Am 8. Tage ist die Concrescenz der inzwischen auf 9—10 Segmente angewachsenen Bauchplatten so weit fortgeschritten, dass das die mediane Unterbrechung bedingende Neurotrochoid auf einen schmalen Spalt reducirt erscheint. Die früher nur innerlich wahrnehmbaren medialen Abgliederungen, die Ganglienanlagen, sind nun so weit ausgebildet, dass sie sich auch äußerlich als hellere mediale Portionen scharf vom übrigen Theil der zugehörigen Segmente abheben (pag. 66, Fig. 90 und 92 *B.G*).

Am 9.—10. Tage endlich ist die Concrescenz des Bauchstranges vollendet, und es lassen sich nun 12 deutliche Ganglien mit einem starken medial-dorsal verlaufenden Nervenfaserstrange erkennen. Alle diese Ganglien stoßen noch mit breiten Flächen zusammen, indem die Connectivbildung noch nicht begonnen hat. Bei den vorderen 8 dieser Ganglien ist die Scheidung vom Ectoderm bereits angebahnt, bei den hinteren 4 dagegen lässt sich eine solche noch nicht wahrnehmen (Fig. 96 und 97 *B.G* und *E*).

In Bezug auf die in diesem Stadium in sehr complicirter Weise erfolgende Anlage der Neuroglia verweise ich auf die ausführliche Beschreibung des 1. Theils (pag. 68—71). Eben so in Bezug auf die weiteren Veränderungen des Bauchstranges und Gehirns innerhalb der letzten 2 Tage der Entwicklung des Embryos (pag. 74—75) sowie während der Entwicklung der Larve (pag. 78—82), indem diese Veränderungen bei den im Nachfolgenden zu erörternden Problemen nicht in Betracht kommen. Dagegen muss, gerade im Hinblick auf diese, noch des Schlundnervensystems gedacht werden.

In meiner Monographie der Capitelliden (87 pag. 256 und 429) habe ich einen allen Gattungen dieser Familie zukommenden, innig mit den Rüsselretractoren verbundenen Ganglienzellenplexus als Schlundnervensystem beschrieben. Die Muskeln der betreffenden Retractoren sind im ausgebildeten Zustande so reich verzweigt und so vielfach durch Ausläufer verbunden, dass ein schwammartiges Gerüstwerk zu Stande kommt, welches zum großen Theile von multipolaren Ganglienzellen ausgefüllt wird, deren Fortsätze theils zur Verbindung unter einander, theils zur Innervation der Muskelfasern verwandt werden.

Deutlich angelegt fand sich nun dieser Plexus erst bei 6—7 Tage alten Larven (vergl. pag. 82, Fig. 113 *R.R* und Fig. 117 und Fig. 117*a*). Was aber seine Herkunft betrifft, so wurde schon, insbesondere bei der Beschreibung der Embryonen vom 7. Tage (pag. 65), auf die zu dieser Zeit sowohl, als auch noch weiterhin erkennbare Continuität

der Organanlagen im Bereiche des subösophagealen Ganglions hingewiesen (Fig. 76, 80). In erster Linie kommt für die vorliegende Frage der sehr beträchtliche, bis zur zelligen Verschmelzung gehende Zusammenhang zwischen den Anlagen des Subösophagealganglions und des Oesophagus-Pharynx in Betracht, wie er sich besonders deutlich an Querschnitten (Fig. 100) darstellt. Denn an dieser Stelle allein ist für eine Auswanderung nervöser Zellen in den Bereich des Oesophagus oder in den Bereich der ihm benachbarten Anlagen für die Rüsselmuskulatur Gelegenheit geboten. Verfolgen ließ sich an *Capitella* allerdings die Abtrennung dieser Elemente vom Subösophagealganglion sowie ihre Wanderung zum Schlunde oder zu seiner Muskulatur hin nicht; aber dafür wurde dieser Nachweis von Seiten eines anderen Autors, nämlich von KLEINENBERG für *Lopadorhynchus* geführt. Derselbe (86 pag. 113) beschreibt ausführlich, wie das untere Schlundganglion in zwei Theile zerfällt, einen kleineren, welcher dem Schlunde anhaftet, und einen größeren, der das vordere Ende des Bauchstranges bildet, und wie ersterer zum Schlundnervensystem wird.

In solch innigen Beziehungen zwischen Subösophagealganglion und Oesophagus-Pharynx erblicke ich ein weiteres Motiv dafür, dass dieses Ganglion nicht ohne Weiteres als den nachfolgenden der Bauchkette gleichwerthig betrachtet werden darf.

Gehirn, Scheitelplatte, Kreuz und Rosette. Unpaare provisorische und paarige definitive Gehirnanlagen. Die Scheitelplatte nach Hatschek. Sie ist nicht das ursprüngliche phylogenetische Glied. Wilson's Rosette und Kreuz. Entstehung des apicalen Organs aus der Rosette. Dieses Organ ein von der Scheitelplatte unabhängiges Sinnesorgan. Entstehung der Scheitelplatte aus Zellen des Kreuzes. Vorkommen der Rosette bei Polycladen. Selenka vergleicht sie mit der Sinnesblase der Ctenophoren. Lang vermuthet in ihr die Anlage von Gehirntheilen. Wahrscheinlichkeit dieser Ansichten. Vorkommen des Kreuzes bei Mollusken nach Blochmann und Conklin. Wilson's Zweifel an der Homologie des Anneliden- und Molluskenkreuzes verfrüht. Radiäre Anordnung der Rosette-, Kreuz- und Prototrochzellen. Ähnliche radiäre Anklänge bei Turbellarien-Embryonen führten Lang, Selenka und Chun zur Hypothese der Abstammung der Turbellarien von Ctenophoren. Auch der Annelidenembryo zeigt unverkennbare Ctenophorencharaktere. Wilson's dahin zielende Äußerung. Kleinenberg's Hypothese, die Annelidenlarve von Medusen abzuleiten. Schwierigkeiten dieser Hypothese. Der Ringnerv kein ursprüng-

liches, centrales Organ; dagegen entspricht einem solchen das apicale Organ nebst der Scheitelplatte. Auch die Entwicklung von Lopadorhynchus ist dieser Auffassung günstig. Nachtrag in Folge der ausführlichen Publication Conklin's. Sein Nachweis, dass das apicale Organ von Crepidula vorübergehend durch die spätere Gehirncommissur innervirt wird. Seine Untersuchung des Kreuzes führt ihn dazu, dasselbe bei Anneliden und Mollusken für homolog zu halten. Wichtigkeit dieser Conklin'schen Nachweise. Sein Versuch aber, die von Hatschek beschriebenen, zwischen Scheitelplatte und Mesodermstreifen ausgespannten Muskelstränge als Nerven des apicalen Organs zu deuten, mit den Thatsachen unvereinbar. Dagegen spricht auch das Vorkommen ähnlicher muskulöser vom Cölomesoblast zum Gehirn ziehender Stränge bei Capitella. Salensky's Angaben über nervöse Stränge bei Aricia. Kleinenberg's Widerspruch.

In den embryologischen Arbeiten, und zwar nicht bloß in solchen, welche sich mit Anneliden beschäftigen, wird bald betont, dass sich das Gehirn aus einer unpaaren Anlage entwickle, bald mit nicht weniger Nachdruck hervorgehoben, dass diese Anlage paarig sei. Beiderlei Beobachter haben ohne Zweifel richtig gesehen und beschrieben; nur mit der Einschränkung, dass sowohl die einen, als auch die anderen (je nach dem Verhalten des Objectes) nur einen Theil des wahren Sachverhaltes zum Ausdruck brachten. Denn, so sicher wie das obere Schlundganglion oder Gehirn einer paarigen Anlage, oder richtiger, mehrfach paarigen Anlagen entstammt, eben so sicher geht diesen definitiv paarigen Theilen eine provisorische unpaare Anlage voraus. Dieser Sachverhalt konnte sogar noch an der hierfür in hohem Grade ungünstigen, weil, wie im erwachsenen, so auch im embryonalen und larvalen Zustande jedweder cephalen Anhänge entbehrenden *Capitella* constatirt werden, indem, wie aus dem Vorhergehenden erinnerlich, dasjenige Zellenmaterial, aus dem die Gehirnganglien sich aufbauen, zunächst eine durchaus einheitliche Platte darstellt, welche erst am darauf folgenden Tage Anzeichen der weiterhin so scharf zum Ausdruck kommenden Bilaterie erkennen lässt. In je höherem Maße dieser bei *Capitella* und anderen im Sensorium ähnlich rückgebildeten Formen sich geltend machende Modus der Gehirnanlage gegenüber jenem bei den mit larvalen und definitiven cephalen, sensoriellen Anhängen ausgerüsteten Formen als ein unzweifelhaft vielfach verkürzter und modificirter sich darstellt, um so mehr muss es ins Gewicht fallen, dass trotzdem die fundamentalen

Vorgänge, insbesondere die provisorische Anlage, deutlich recapitulirt werden.

Ich habe diese unpaare Anlage nach HATSCHEK als Scheitelplatte bezeichnet; denn, obwohl dieser Autor nach wie vor am hartnäckigsten an der genetischen Einheit von Gehirn und Bauchstrang festhält, so ist doch er zugleich einer derjenigen, welche die frühe, zunächst vom Bauchstrang unabhängige und unpaare Anlage des Gehirns eben unter der Form einer mit provisorischen Sinnesorganen, insbesondere dem Wimperschopfe ausgerüsteten, am animalen Pole gelegenen Platte am nachdrücklichsten vertreten haben.

Aber selbst diese Scheitelplatte repräsentirt entfernt noch nicht das primärste Glied der ontogenetisch erkennbar gebliebenen Entwicklungsreihe, welche der cephale Theil des Centralnervensystems zu durchlaufen hatte. Zu dieser Erkenntnis vermochten nur solche embryologische Studien zu führen, welche sich die Zurückführung der Organanlagen auf die einzelnen Furchungszellen, resp. auf Complexe solcher zum Ziele gesetzt hatten. Bahnbrechend hierfür war die Arbeit WILSON's über *Nereis*. Hat er doch in jener Arbeit gleich zwei Thatsachen feststellen können, welche meiner Meinung nach nicht nur speciell für die Genese des Gehirns, sondern auch allgemein für die Frage nach der Abstammung der Anneliden etc. von höchster Bedeutung sind: ich meine den Nachweis der beiden Organanlagen, die er entsprechend der so charakteristischen Configuration ihrer Bildungszellen als Rosette und als Kreuz bezeichnet hat.

Die Rosette besteht zunächst aus 4 Zellen, welche aus der 3. spiralen, und zwar im Gegensatz zu der vorhergehenden centripetal gerichteten Theilung des 1. Mikromerenquartetts hervorgegangen sind und fortan den Scheitel (aboralen Pol) des Eies einnehmen (vergl. oben pag. 24 und 47 und Fig. 32 und 35). Später entsteht nach WILSON (92 pag. 392) der Wimperschopf oder das apicale Organ der Larve genau an dem Punkte, wo die Rosette sich gebildet hat, und »there can be no doubt that it [der Wimperschopf] arises, in part at least, from the rosette cells«. Bei *Capitella* wird zwar die Rosette genau so wie bei *Nereis* angelegt, aber der Wimperschopf kommt nicht mehr zur Ausbildung.

Aus diesem embryologischen Nachweise der Rosette als Anlage des apicalen Organs geht hervor, dass dieses als ursprüng-

lich unabhängiges Sinnesorgan zu betrachten ist, und dass seine Vergesellschaftung mit der Scheitelplatte schon einen secundären Zustand repräsentirt. Demgemäß stellt sich denn auch zu dieser Zeit das Material, aus dem die eigentliche Gehirnanlage (so weit sie nicht später durch Sinnesorgane Material zugeführt erhält) sich aufbaut, noch recht verschieden von der künftigen Scheitelplatte dar, nämlich in Form von 4, ebenfalls aus dem 1. Mikromeren-Quartett entstandenen, radial von der Rosette nach dem Äquator des Eies zum Prototochringe hin ausstrahlenden Zellreihen, die ein regelmäßiges Kreuz bilden (vergl. pag. 28 und 46, sowie Fig. 29, 32, 35—37 und 39; ferner Wilson, 92 pag. 396). Dass aus diesen 4, weiterhin durch entsprechende senkrecht erfolgte Theilungen auf 8 vermehrten Zellreihen des Kreuzes die Gehirnanlage, resp. die Scheitelplatte hervorgeht, hat Wilson (92 pag. 402) mit den Worten constatirt: »There can be no doubt, that the cross gives rise in large part to the cerebral ganglion«, und weiterhin (92 pag. 421) hat er noch diese Anlage selbst folgendermaßen geschildert: »On the upper hemisphere the ectoblast shows distinctly the beginning of the supra-oesophageal ganglia in the form of a broad transverse thickening of the ectoblast (neural plate) narrower in the middle, and extending down on either side to the prototroch. The central part bears the apical tuft of cilia, still in full activity.«

Ich selbst vermochte zwar bei *Capitella* die Continuität zwischen den Zellen des Kreuzes und den Zellen der Scheitelplatte nicht zu verfolgen, aber als negative Instanz wenigstens hervorzuheben (vergl. oben pag. 47), dass gar keine anderen Elemente als die des Kreuzes für die Gehirnbildung in Betracht gezogen werden können, aus dem einfachen Grunde, weil alle übrigen schon mit mehr oder weniger Sicherheit als für andere Organanlagen bestimmt nachgewiesen wurden. Hierzu kommt noch, dass auch v. Wistinghausen (91 pag. 54), obwohl ihm die Bildung des Kreuzes entgangen war, doch die Gehirnanlage von denselben Zellen ableitete, die dieses Kreuz bilden, nämlich von den von ihm als Encephaloblasten bezeichneten Mikromeren 1. Generation.

Wilson (92 pag. 392 und 441) erwähnte bereits, dass eine der der Anneliden ganz ähnliche Rosette von Selenka bei gewissen Polycladen beschrieben worden ist. Selenka (81 pag. 13, 16 und 36), der den betreffenden, durch Lage, Form und Größenverhältnisse ausgezeichneten Elementen den Namen

Scheitelzellen beilegte, aber über ihre Bedeutung nicht klar werden konnte, sagt darüber: »Dass die Sinnesblase am aboralen Pole der Ctenophoren oder das an gleichem Orte gelegene Tastorgan der Rhabdocölen-Embryonen eine homologe Bildung sei, die hier nur noch als rudimentäres Organ erscheine, ist eine bloße Vermuthung.«

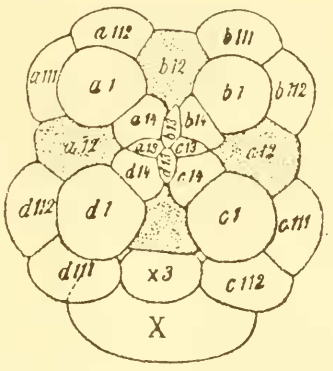
Mehr im Hinblicke auf das Schicksal der Anlage im Kreise der Turbellarien sagt ferner Lang (84 pag. 337): »Was aus den Scheitelzellen wird, habe ich nicht ermitteln können. Da das Ectoderm von nun an als einschichtige, scharf abgegrenzte Zelllage den Körper umhüllt, so müssen sie Organe liefern, welche im Mesoderm liegen. Da später in der Nähe der Stelle, an der sich die Scheitelzellen gebildet haben, in besonderen Zellen des Ectoderms die Augen entstehen, so wäre es möglich, dass aus ihnen Theile des Nervensystems, vielleicht der sensorielle Theil des Gehirns (oberes Schlundganglion?) entständen.«

Wenn man bedenkt, dass die Scheitelplatte mit Wimperschopf wie den Anneliden, so auch allgemein den Turbellarien, Nemertinen und Mollusken zukommt, so ist es gewiss überaus wahrscheinlich, dass die citirten Vermuthungen Selenka's und Lang's das Richtige treffen.

Und wie die Rosette, so ist auch das Kreuz keineswegs auf die Anneliden beschränkt. Wilson (92 pag. 441) wies nämlich darauf hin, dass Blochmann von der oberen Hemisphäre des *Neritina*-Embryos ein vollkommen symmetrisches Zellenkreuz beschrieben und abgebildet habe. »The resemblance is in fact so precise,« sagt Wilson, »that at first I had no doubt the two were perfectly homologous. An exact comparison shows, however, that the cross-cells have a totally different origin in the two cases.« Es würden nämlich nach Blochmann's Darstellung die Kreuzzellen Derivate der Stomatoblasten und des 1. Somatoblasten repräsentiren. Aber nach Conklin (92 pag. 187 und Wilson 92 pag. 442), der ein eben so typisch ausgebildetes Kreuz (nebst Rosette?) bei *Crepidula* nachweisen konnte, scheint sich in diesem Punkte Blochmann geirrt zu haben, indem die betreffenden Zellen theils von Mikromeren des 1., theils von solchen des 2. Quartetts abstammen. Dies kommt aber der Kreuzbildung bei Anneliden schon näher, und ich halte daher Wilson's Schluss (92 pag. 443): »there is every reason to believe that the annelidan and the molluscan crosses are analogous, but not homologous

structures«, für durchaus verfrüht, hege vielmehr die Überzeugung, dass wie die Scheitelplatte nebst apicalem Organ, so auch deren Vorläufer, die Rosette nebst dem Kreuz, bei Anneliden, Mollusken und Turbellarien als homologe Gebilde aufzufassen sind.

Niemandem, der einen Anneliden-Embryo im Stadium, wo die Rosette, das Kreuz und der Prototrochring angelegt sind, vom aboralen Pole aus ins Auge fasst (vergl. Fig. 29, 32, 35, sowie untenstehenden Holzschnitt), kann die exquisit radiale Anordnung dieser Gebilde entgehen, und die Thatsache, dass sich, wie eben dargelegt wurde, diese Anordnung theilweise nicht nur bei Mollusken, sondern auch bei Turbellarien vorfindet, ist von nicht geringer Bedeutung für den Versuch ihres Verständnisses. Denn speciell für die Turbellarien haben bereits vor geraumer Zeit zwei von zum Theil verschiedenen Gesichtspunkten ausgehende Forscher, nämlich Lang (81 pag. 214—227, sowie 84 pag. 645—667) und Selenka (81 pag. 27—33), die radiären Anklänge in Entwicklung und Organisation erkannt und gleicherweise durch die Hypothese einer Abstammung dieser Thiere von Ctenophoren ähnlichen zu erklären versucht. Dieser Auffassung hat sich sodann auch einer der besten Kenner der Ctenophoren, nämlich Chun (82 pag. 5), nicht nur angeschlossen, sondern derselbe hat auch den Vergleich von seinem Standpunkte aus noch tiefer zu begründen versucht. Und neuerdings endlich haben noch drei Forscher, nämlich Thiele (91 pag. 501—507), Samassa (92 pag. 231—238) und Hallez (93 pag. 31) werthvolle weitere Beiträge zur Stütze der fraglichen Abstammung geliefert.



Anlage der Rosette ($a13$—$d13$), des Kreuzes ($a1$—$d1$ und $a14$—$d14$) und des Prototrochs ($a111$ und $a112$—$d111$ und $d112$) von *Nereis* nach Wilson (92 pag. 396). Die punktirten Zellen $a12$—$d12$ sind die sog. intermediären Gürtelzellen.

Indem ich wegen der Einzelheiten auf alle diese Arbeiten verweise, beschränke ich mich auf die Erklärung, dass mir die gegen einzelne derselben gerichteten Kritiken Goette's (84 pag. 178—186) sowie von Graff's (91 pag. 49—52) durchaus nicht zutreffend erscheinen.

Lediglich an dieselben Ctenophoren wird man aber auch angesichts der radiären Gebilde unseres Anneliden-

Embryo erinnert. Wie nämlich bei den ersteren von dem am aboralen Pole gelegenen Sinneskörper aus nach Chun (80 pag. 163) 8 Züge von Ectodermzellen als Nerven zu den mit Schwimmplättchen besetzten 8 Rippen ausstrahlen, so strahlen auch bei dem letzteren von der am aboralen Pole gelegenen Rosette aus anfänglich 4, später 8 Züge von Ectodermzellen (nämlich die des Kreuzes) zu der anfänglich aus 4 Zellenpaaren bestehenden Anlage des Prototrochs (vergl. Holzschnitt).

Der Anklang der beiderseitigen radiären Structuren ist so auffallend, dass sich auch Wilson ihm nicht ganz zu verschließen vermochte; denn bei seiner Erörterung der Genese des Prototrochs sagt er (92 pag. 398): »It is easy to suggest comparisons between the eight-celled prototroch of *Hydroides*, the eight-celled girdle of *Nereis*, the eight series of vibratile plates in the Ctenophore etc., but such comparisons have no value on account of the paucity of data.«

Der Versuch, speciell im Hinblick auf das Verhalten eines centralen Abschnittes des in der Entwicklung begriffenen Nervensystems, die Anneliden von Cölenteraten abzuleiten, ist nicht neu. Jedermann kennt die zu diesem Behufe mit so viel Scharfsinn durchgeführte Hypothese Kleinenberg's, der zufolge die Annelidenlarve mit dem Prototochnerv ein medusenähnliches Stadium recapitulirt, ein Stadium, auf dessen Boden sodann erst das gegliederte Annelid hervorsprosst.

Gerade die Entwicklung des Nervensystems bietet nun aber den stärksten Einwand gegen diese Hypothese; denn eine wie hohe Bedeutung auch dem Prototroch- oder Ringnerven der Trochophora als Vermittlungsorgan zwischen den unabhängig von einander entstehenden Gehirnganglien einer- und der Bauchkette andererseits zukommen mag, so kann er doch nicht die Bedeutung eines ursprünglichen centralen Apparates für sich in Anspruch nehmen, welche vielmehr demjenigen Theil zugestanden werden muss, der im Anschlusse an die provisorischen Sinnesorgane sich ausbildet, und das ist doch das am aboralen Pole gelegene apicale Organ nebst Scheitelplatte.

Ich habe oben das sonderbare Factum hervorgehoben, dass gerade Hatschek, der einerseits am nachhaltigsten die einheitliche Genese von Gehirn und Bauchstrang vertritt, andererseits auch mit am meisten zur Erkenntnis der unabhängigen Entstehung der Scheitelplatte beigetragen hat. Nicht minder paradox ist nun aber auch, dass gerade Kleinenberg, der im Hinblick auf den von ihm ent-

deckten Ringnerven die Abstammung der Anneliden von Medusen ähnlichen Formen vertritt, durch sein Studium der Entwicklung des Gehirns, resp. der Scheitelplatte von *Lopadorhynchus* etc. (86 pag. 58—73), zugleich mehr als je ein Forscher vor oder nach ihm die Einsicht in den späteren Werdeprocess desjenigen Organs gefördert hat, welches jener Abstammung von Medusen die größte Schwierigkeit bietet. Denn für alle jene am aboralen Pole der Larve auftretenden provisorischen und dauernden Sinnesorgane, im Anschlusse an welche, nach KLEINENBERG's wichtiger Entdeckung, sich die verschiedenen das Gehirn repräsentirenden Ganglien ausbilden, existirt eben wohl an dem reich mit Sinnesorganen ausgerüsteten aboralen Pole der Ctenophoren, nicht aber am nackten Scheitel der Medusen etwas Vergleichbares.

Diese Schwierigkeit ist natürlich auch KLEINENBERG selbst keineswegs verborgen geblieben, er erörtert sie sogar, wie aus nachfolgendem Satze hervorgeht, recht eingehend (86 pag. 177):

»Ein bedeutsamer Unterschied ist dagegen in der Vertheilung der Ganglienzellen, welche nicht in das Ringsystem eingezogen sind, gegeben. Bei den Medusen finden sich die zum Theil sehr ausgedehnten Plexus immer im Ectoderm der muskulösen Subumbrella, während die Umbrella, so weit bekannt, gar keine Ganglienzellen enthält. Die Annelidenlarven besitzen dagegen centrale Nervenelemente nur auf der Umbrella, erst viel später erscheinen solche auch auf der Subumbrella. Dem entsprechend hat das hauptsächliche Sinneswerkzeug der Larve, das Scheitelorgan, seinen Sitz gleichfalls auf der Umbrella. Es entsteht nach der Ausbildung des medusoiden Nervensystems, muss aber der Organisation der Larve zugerechnet werden, da es vom Annelidenkörper ausgeschlossen bleibt. Damit ist eine für spätere Entwicklungsvorgänge maßgebende Localisation der Sinnesthätigkeit am oberen Pol festgestellt, die weder bei den typischen Medusen noch bei den Anneliden vorkommt. Das betreffende Entwicklungsstadium bezeichnet eine phylogenetische Zwischenform, die aus einer craspedoten Meduse hervorgegangen ist und die Grundmerkmale des Cölenteratentypus noch bewahrt. Ein solches Geschöpf ist als finaler Zustand freilich nicht nachzuweisen. Doch bieten wiederum die Ctenophoren das Beispiel eines Sinnesorgans — und zwar des einzigen höher entwickelten, das sie besitzen — am aboralen Pol. Leider ist die systematische Stellung der Ctenophoren zu den übrigen Cölenteraten noch sehr unsicher; mögen sie aber von craspedoten Medusen abstammen oder sich aus

einer gemeinsamen Stammform von den Anthozoen abgezweigt haben, in jedem Falle beweisen sie, dass die Möglichkeit der Ausbildung eines wichtigen Sinnesorgans am aboralen Pol gegeben war. Die Thatsachen gestatten also dieselbe Möglichkeit für die Vorfahren der Annelidenlarven geltend zu machen und anzunehmen, dass in der phylogenetischen Reihe auf das medusenartige Thier eine Form mit Sinnesorganen und dem entsprechenden Nervensystem im Bereich der Umbrella gefolgt sei. Natürlich ist damit nicht der nähere Zusammenhang dieser hypothetischen Cölenteratenform mit den Rippenquallen behauptet, denn dies ist durch das Fehlen des Ringnervensystems bei den letzteren ausgeschlossen.«

Man sieht, es ist lediglich das Ringnervensystem, welches Kleinenberg's Standpunkt bestimmte. Nun musste es aber doch auch zur Zeit, wo die in den allerfrühesten Entwicklungsstadien der Anneliden erhaltenen Anklänge an die Ctenophoren (Rosette, Kreuz, Prototrochanlage) noch nicht bekannt waren, einleuchtender erscheinen, dass sich an einem mit apicalem Sinneskörper ausgerüsteten Wesen die bereits vorhandenen 8 Wimperrippen ringförmig schlossen, und dass sich aus bereits vorhandenen, die Rippen versorgenden Nerven ein Ringnerv ausbildete, als dass umgekehrt an einem mit Ringnerv bereits versehenen medusoiden Wesen an Stelle des Schirmrandes und Velums (mit seiner specifischen Locomotion) als Neubildung das Prototrochsystem und am apicalen Pole ebenfalls als Neubildungen die Gesammtheit aller jener provisorischen und definitiven Sinnesorgane erworben wurde, im Anschlusse an welche die Cerebralganglien der Anneliden etc. zur Ausbildung gelangen. Und was die Localisation der Sinnesthätigkeit am oberen Pole betrifft, die »weder bei den typischen Medusen, noch bei den Anneliden vorkommt«, so ist das ein schwer verständlicher Standpunkt bei demselben Autor, dem wir den Nachweis verdanken (86 pag. 200), dass sich an das Sinnesorgan des Scheitels der Larve die Ganglienzellen anschließen, »welche den Anknüpfungspunkt für die Herstellung des Kopfganglions bilden«.

Leider kam mir erst, nachdem das Vorhergehende (sowie der ganze »Das Ectoderm« bezeichnete Abschnitt) schon niedergeschrieben und zum Drucke bereit war, die ausführliche Arbeit Conklin's über die »Embryologie von *Crepidula*« zu. Diese Arbeit enthält gerade im Hinblick auf die in diesem und dem folgenden Capitel behandelten Probleme so hervorragend interessante Resultate, dass ich mich freue, dieselben hier noch verwerthen zu können.

Anstatt aber das Betreffende an den verschiedenen zugehörigen Stellen meines Textes nachträglich einzuschalten — bekanntlich eine missliche Aufgabe —, ziehe ich es vor, dasselbe hier am Schlusse des Capitels im Zusammenhange nachzutragen.

Conklin (97 pag. 109—110) hat zunächst gefunden, dass die 4, die Rosette bildenden apicalen Zellen nach innen, d. h. der Prostomiumhöhle zu, sich vermehren, und dass der so gebildete Zellhaufen, das apicale Sinnesorgan, mit den Gehirnganglien durch einen aus diesen Ganglien auswachsenden Zellenstrang in Verbindung gesetzt wird.

Die Gehirnganglien entstehen wahrscheinlich theils aus Zellen der Rosette, theils aus solchen des vorderen Armes des Kreuzes, und die Gehirncommissur wird durch zellige Auswüchse der Ganglien selbst gebildet. Nachdem diese Auswüchse die Gestalt eines umgekehrten V angenommen haben, verbinden sie sich mit dem apicalen Sinnesorgan, wobei letzteres an den Apex des V zu liegen kommt. Weiter nimmt die Verschmelzung der beiden V-Schenkel und ihre Entfernung von dem apicalen Organ immer mehr zu, so dass zuerst die Figur eines umgekehrten Y und schließlich die eines umgekehrten T entsteht, wobei der Balken des T die Gehirncommissur und sein Stiel die verschmolzenen von der Commissur zum apicalen Organe gerichteten Fortsätze darstellen. Gleichzeitig mit der Degeneration des apicalen Sinnesorgans erleiden auch diese Fortsätze (also der Stiel des T) ihre Rückbildung, so dass allein die Commissur bestehen bleibt. Verf. vergleicht die Fortsätze mit den insbesondere durch Hatschek von den Larven von *Teredo* und *Eupomatus* etc. beschriebenen Strängen, welche vom apicalen Organ jener Larven ausgehen. Im Gegensatze zu Hatschek, der dieselben für muskulös hielt, ist Conklin davon überzeugt, dass dieselben auch dort nervöser Natur sind.

Ferner hält Verf. es für zweifellos, dass das apicale Organ sowie die Cerebralganglien nebst Commissur von *Crepidula* der »cephalic neural plate« von *Nereis* (Wilson 92 pag. 421, Fig. 86 und Diagramm 5) homolog sind.

Endlich hat Conklin überaus sorgfältig die Genese des Kreuzes verfolgt und das Schicksal seiner Zellen sowie deren Vergleichbarkeit mit denjenigen des Annelidenkreuzes zu eruiren versucht. Indem ich wegen der Details dieser Untersuchung auf das Original verweise, beschränke ich mich darauf, hier einige Sätze,

worin der Verf. seine Resultate verallgemeinert, wörtlich zu reproduciren. Er sagt nämlich (97 pag. 194):

»To this list of resemblances between the annelid and the mollusk, which I can confirm in the case of the gasteropod, I have been able to add the following: the rosette series of the gasteropod is exactly like the cross of the annelid in origin, position, and destiny. The intermediate girdle cells of the annelid are like the cross of the gasteropod in origin, position, and destiny (at least in part). The differences, therefore, between the annelidan and molluscan cross which Wilson emphasizes are not real ones.«

Aus dem eben so wichtigen wie überraschenden Nachweise, dass die die beiden Gehirnganglien verbindende Commissur (die später jederseits in den Schlundring auswächst) ursprünglich das apicale Organ innervirt, ist die Natur des letzteren als eines larvalen Sinnesorgans, und zwar als eines solchen, welches in engster Beziehung zur Bildung der Scheitelplatte oder der Gehirnganglien steht, schlagend bewiesen. Ich habe im Vorhergehenden, bevor ich von diesem Funde Kenntnis hatte, die Unabhängigkeit dieses aus der Rosette hervorgehenden Sinnesorgans von der aus den Zellen des Kreuzes sich aufbauenden Scheitelplatte betont, und ich glaube auch jetzt noch, obwohl nach Conklin sich an der Anlage der Gehirnganglien von *Crepidula* außer Zellen des Kreuzes auch solche der Rosette betheiligen sollen, dass wir zwei ursprünglich verschiedene Organe (apicales Organ und Cerebralganglien) oder Anlagen (Rosette und Kreuz) aus einander zu halten haben. Die zeitlichen und örtlichen Beziehungen beider genauer zu präcisiren werden wir allerdings erst dann im Stande sein, wenn noch eine ganze Reihe solcher Beobachtungen über die ersten Anfänge der Gehirnentwicklung, wie die Conklin's, und zwar von den verschiedenen dafür in Betracht kommenden Thiergruppen vorliegen. Und die Erforschung dieser eben so schwierigen wie anziehenden Verhältnisse dürfte dann auch gleichzeitig zu weiteren Aufklärungen über die Bedeutung der so auffallenden radiären Anlage von Kreuz und Rosette, sowie über die Abstammung der Trochophorathiere von Ctenophoren ähnlichen Wesen führen.

Was nun aber den Versuch Conklin's betrifft, jenen Nervenstrang, der, wie oben näher dargelegt, die Gehirncommissur vorübergehend mit dem apicalen Organe in Verbindung setzt, als dasselbe hinzustellen, was Hatschek

bei *Polygordius* (78 pag. 31), *Echiurus* (80 pag. 4 und 8), *Teredo* (80*a* pag. 10, 12, 18 und 37) und *Eupomatus* (85 pag. 22) als von den Scheitelplatten der betreffenden Trochophoren entspringende Muskelstränge beschrieben hat, so scheint mir diese Identificirung, bei der übrigens, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, Conklin in Salensky bereits einen Vorgänger gehabt hat, mit den Thatsachen schwer vereinbar. Denn von den Strängen, welche Hatschek und Andere beschrieben haben, verläuft weitaus der größte Theil nicht etwa rostrad zum apicalen Organe, sondern umgekehrt caudad durch die primäre Leibeshöhle, um sich an den Mesodermsträngen oder an der Vorniere zu inseriren. Wenn daher Conklin sagt (97 pag. 111): »I have, besides, carefully studied the living embryos [von *Crepidula* nämlich] with regard to this point, and have never seen any evidence of contraction in these cell strands«, so ist dem entgegenzuhalten, dass sich aus dem Nachweise der nervösen Natur dieser Stränge die Folgerung, dass jene von Hatschek beschriebenen nicht muskulöser Natur sein können, überhaupt nicht ziehen lässt.

Und dann lauten doch auch die Angaben über die muskulöse Natur der fraglichen Stränge zu bestimmt, als dass man sie so ohne Weiteres von der Hand weisen könnte. So sagt Hatschek in Bezug auf diejenigen von *Polygordius* (78 pag. 32): »Der Effect, den diese Muskelfäden bei ihrer Contraction üben, besteht hauptsächlich darin, dass sie die Scheitelplatte trichterförmig nach innen ziehen; dies erfolgt gewöhnlich bei Erschütterung oder sonstiger Insultirung der Larve.«

Ferner Kleinenberg (86 pag. 73) über die der Phyllodociden-Larven: »Eben so inserirt sich der ventrale Umbrellamuskel [so nennt Autor den sich an der Scheitelplatte inserirenden Muskel] am Fuß der becherförmigen Grube [nämlich der Grube des Scheitelorgans]. Diese ist hier entschieden zurückziehbar, so dass sie bald eine flache Einsenkung mit breitem Rande, bald einen tiefen Sack mit enger Höhle und zusammengeschnürter Mündung darstellt. Danach würde der Muskel, ähnlich wie jene der Geruchsorgane, ein Retractor des Scheitelorgans sein, und diese Bedeutung lässt sich ihm auch bei *Lopadorhynchus* beilegen, obschon hier die Form- und Lageveränderung weniger deutlich hervortritt.«

Abgesehen davon, dass diese doch recht bestimmt lautenden Angaben sowie das erwähnte topographisch-anatomische Verhalten der von Hatschek und Anderen beschriebenen

Stränge sich der Conklin'schen Interpretation in den Weg stellen, spricht auch eine von mir bei *Capitella* gemachte Beobachtung dagegen.

Im ersten Theil dieser Arbeit habe ich nämlich nachgewiesen, dass die beiden in Folge der raschen Vermehrung ihrer Zellen von der Paratrochregion bis zur Mundregion vorgedrungenen Cölomesoblaststränge am 7. Tage der Entwicklung jederseits das Gehirn erreichen und mit diesem zur Verwachsung gelangen. Ferner, dass die betreffenden distalen Cölomesoblastportionen des Kopf-Mundsegments (im Gegensatze zur strengen Metamerie der Somaportionen) in multiple Somite zerfallen, und dass aus den dorsalen Abschnitten dieser die cerebroparietalen Muskeln sowie die Rüsselmuskeln des Wurmes hervorgehen (vergl. oben pag. 61 und 66, Fig. 78, 79, 91 und 118, sowie unten »Der Mesoblast«).

In dieser so auffallenden zwischen Cölomesoblast und Gehirn stattfindenden Verwachsung scheint mir nun Ähnliches vorzuliegen, wie in den von Hatschek und Anderen beschriebenen, in der Regel von der Scheitelplatte nach dem Cölomesoblast hin verlaufenden Strängen. Ein Unterschied besteht nur darin, dass bei *Capitella*, entsprechend der starken Rückbildung ihrer Trochophora, diese Verwachsung erst viel später, nachdem die Gehirnganglien schon ausgebildet sind, zu Stande kommt. Da nun aber bei *Capitella* aus dem betreffenden Gebilde unzweifelhaft Muskeln, und zwar die cerebroparietalen sowie die Rüsselmuskeln entstehen, so liegt darin ein wenigstens indirecter Beweis dafür, dass auch die von Hatschek beschriebenen Stränge in der That muskulös sind.

Dagegen wäre es wohl möglich, dass diejenigen Abschnitte der Stränge, welche vom Bereiche der Scheitelplatte oder des Gehirns zum apicalen Organe gerichtet verlaufen, sich so verhalten, wie Conklin will, dass sie nämlich jenen die Gehirncommissur mit dem apicalen Organe in Verbindung setzenden Nerven von *Crepidula* entsprechen und daher mit Unrecht für integrirende Theile der (muskulösen) Stränge gehalten werden. Und unter diesem Gesichtspunkte gewinnt auch eine Angabe Salensky's erhöhtes Interesse, der bei *Aricia* (83 pag. 203) in der That diesen Abschnitt als nervös beschrieben hat. Er sagt nämlich: »Au sommet de la plaque sincipitale, on peut toujours reconnaitre un groupe de cellules qui affectent la forme d'un entonnoir allongé, dont le sommet touche à la substance ponctuée. Chaque

cellule forme un prolongement qui traverse la substance ponctuée et se dirige presque verticalement vers le mésoderme céphalique où il se réunit avec une cellule de ce feuillet . . . Les filaments qui réunissent la plaque sincipitale au mésoderme céphalique représentent un appareil primitif qui réunit ces deux formations, ou, en d'autres termes, ils représentent les nerfs primitifs qui transmettent les impressions du centre à la périphérie. Si l'on cherche, chez d'autres vers, des organes homologues à ce faisceau nerveux, il est impossible de ne pas établir de rapprochement entre lui et le nerf qui chez les larves de *Polygordius* et d'*Echiurus* se dirige de la plaque sincipitale vers les cellules mésenchymateuses« etc.

Für den Fall, dass es sich nun hier wirklich um nervöse Fasern handeln sollte, so kann natürlich von einer Function, wie sie ihnen Salensky zuzuschreiben geneigt ist, keine Rede sein, dagegen hätten wir sie so wie bei *Crepidula* zu beurtheilen; ferner würde dem Vorhergehenden zufolge auch der Vergleich mit den (wohl zweifellos muskulösen) die Leibeshöhle durchziehenden Strängen von *Polygordius* etc. unstatthaft sein.

Aber selbst die thatsächlichen Angaben Salensky's sind nicht ohne Widerspruch geblieben. Kleinenberg nämlich, der (86 pag. 73) die ähnlich wie bei *Aricia* verlaufenden Fasern der Phyllodociden-Larven für unzweifelhaft muskulös hielt, schloss seine betreffenden gegen Salensky's Auffassung gerichteten Ausführungen (86 pag. 84) mit den Worten: »Meiner Meinung nach ist dieser vermeintliche Nervenapparat [nämlich von *Aricia*] weiter nichts als der ventrale Umbrellamuskel, der, wie vorhin bemerkt wurde, eine Strecke lang inmitten der Hirncommissur verläuft.«

Trotz dieses Einwandes bin ich nun aber der Ansicht, dass im Hinblick auf die Befunde Conklin's für alle diejenigen Fälle, wo es sich um Fasern handelt, die vom apicalen Organe zur Gehirncommissur verlaufen, eine erneute Prüfung nöthig ist, weil Alles dafür spricht, dass an dieser Stelle auch bei anderen Trochophoren vorübergehend solche Nerven sich vorfinden werden, wie sie Conklin bei derjenigen von *Crepidula* nachgewiesen hat.

Schlundring, Subösophagealganglion und Bauchstrang. Kleinenberg's Entdeckung der unabhängigen Anlage von Gehirn- und Bauchstrang. Bestätigung derselben von Seiten verschiedener Autoren. Abweichende Auffassungen. Bei Capitella jene Anlagen durchaus unabhängig von einander. Ursprüngliche Bedeutung der Schlundcommissuren. Übereinstimmung der Forscher in Ableitung derselben von den Seitennerven der Turbellarien und Nemertinen. Salensky's und Goette's dahin zielende Angaben. Von dem Gesichtspunkte der Homologie von Seitennerven und Schlundring die embryologischen Thatsachen am verständlichsten. Wichtige Stütze dieser Homologie durch die Entdeckung vergänglicher Seitennerven bei der Larve von Lopadorhynchus. Nur der vordere Abschnitt der Seitennerven ist dem Schlundring homolog. Lang's und Hatschek's Ableitung des Bauchstranges von den Seitennerven mit den ontogenetischen Thatsachen unvereinbar. Kleinenberg's Ableitung von Bauchstrang und Muskulatur von gemeinsamer Anlage durch eben diese Thatsachen widerlegt. Salensky's Versuch, die Bauchfurche (das Neurotrochoid) als Vorläufer des Bauchstranges zu betrachten, durch keinerlei Thatsachen gestützt. Dem wahren Sachverhalt kommt Goette näher, indem er den Bauchstrang von Einem vorderen, ventralen Ganglienpaar ableitet. Eben dahin führt auch Zelinka's Entdeckung eines Subösophagealganglions bei Rotatorien. Hatschek liefert zwar für die Ableitung des Bauchstranges vom Subösophagealganglion die besten Belege, hält aber zugleich an der Homologie von Bauchstrang und Seitennerven fest. Erstere Ableitung auch mit der Trochophoratheorie besser vereinbar. Gliederung des Bauchstranges und Gliederung des Somas zusammenfallend. Metamerie-Problem beide gleicherweise berührend. Genese des Subösophagealganglions. Zelinka's Hinweis auf die lateralen Taster der Rotatorien (resp. der Trochophora). Mein Hinweis auf den Schlund und seine Muskulatur. Über das Vorkommen eines Subösophagealganglions bei Platoden. Sommer's Beschreibung eines solchen bei Distomum. Lang's Einwände dagegen nicht stichhaltig.

Kleinenberg hatte seine im Einklang mit älteren Angaben Rathke's, Leuckart's und Bütschli's stehende, für die Auffassung der Phylogenese des Nervensystems so folgenschwere Entdeckung einer durchaus unabhängigen Anlage von Gehirnganglion und Bauchstrang zunächst ohne jeden Commentar als ontogenetischen Befund mitgetheilt (78 pag. 39). Aus einer späteren Publication erfahren wir sodann (86 pag. 188), wie ihm selbst die phylogenetische Entstehung von Nervencentren, die ohne functionellen Zusammenhang sind, unmöglich geschienen, wie er desshalb nach einer Erklärung

gesucht und eine solche in dem von ihm entdeckten Ringnerven (81 pag. 11) der *Lopadorhynchus*-Larve auch gefunden habe.

Die unabhängige Anlage von Gehirn und Bauchstrang wurde seitdem durch verschiedene andere Forscher, von denen wir insbesondere Goette und Salensky hervorheben, bestätigt.

Nachhaltig bekämpft wurde dagegen diese Auffassung des Sachverhaltes in erster Linie durch Hatschek. Indem ich wegen dieser Controverse auf die bekannten Publicationen Hatschek's einer- und Kleinenberg's andererseits verweise, hebe ich hier nur hervor, dass Hatschek schließlich für *Sipunculus* doch selbst eine durchaus getrennte Anlage von Scheitelplatte und Bauchmark zu constatiren hatte (83 pag. 47), dass er aber diesen Modus nach wie vor nicht für einen palingenetischen zu halten geneigt ist (83 pag. 72).

Ebenfalls im Widerspruch mit Kleinenberg's Angaben, und zwar gestützt auf seine Untersuchung derselben Wurmgattung (*Lumbricus*), welche auch Kleinenberg zum Ausgangspunkt gedient hatte, vertrat ferner Wilson (89 pag. 415 und 434) zuerst, dass die Anlagen der Cerebralganglien jederseits lediglich die verdickten Vorderenden der entsprechenden Neuralreihe darstellten. Aber in seinen wenige Jahre später publicirten Studien über die Entwicklung von *Nereis* schreibt derselbe Autor (92 pag. 422): »Thus the ventral cord arises from two separate halves, which have at first no connection with the cephalic neural plate«, ein Resultat, welches vollkommen mit den von der gleichen Gattung fast gleichzeitig durch v. Wistinghausen gemachten Angaben (91 pag. 70) übereinstimmt.

Ich selbst hatte zwar, wie aus dem Vorhergehenden genügend erhellt, als Untersuchungsobject eine Form vor mir, die in Folge starker Rückbildung der sensoriellen Anhänge verlustig gegangen war, und bei der sich dieser Verlust auch schon in der Unterdrückung aller jener larvalen provisorischen wie dauernden sensoriellen Anlagen geltend machte; gleichwohl konnte ich in der Hauptsache auch bei *Capitella* die durchaus getrennte Anlage von Gehirnganglien und Bauchstrang bestätigen. Erst am 6.—7. Tage nämlich, also zur Zeit, wo die Bauchstrangganglien (mit Ausnahme des Subösophagealganglions) noch nicht einmal von den Segmenten der Bauchplatten abgeschnürt sind, wächst von den Gehirnganglien als Fortsetzung der Gehirncommissur jederseits ein nach dem Subösophagealganglion gerichteter Strang als Anfang der

Schlundcommissur aus (vergl. pag. 60 u. Fig. 78, 79 u. 82). Ich vermochte mich zwar nicht davon zu überzeugen, dass diese den künftigen Schlundring herstellenden Fortsätze der Gehirncommissur zunächst mit dem Prototrochnerven in Verbindung treten, aber im Hinblicke auf die so genauen, an einem hierfür so viel günstigeren Object durch KLEINENBERG gelieferten Nachweise dürfte das wohl kaum zweifelhaft sein. Auch die Frage, wie diese vom Gehirnganglion ausgewachsenen Commissuren weiterhin mit dem Subösophagealganglion in Verbindung treten, insbesondere, ob letzteres etwa seinerseits Fortsätze zum Prototrochringe entsendet, ließ sich an meinem Objecte nicht entscheiden; aber auch diese Verbindung wurde von KLEINENBERG mit größter Genauigkeit verfolgt, und es ist nicht wahrscheinlich, dass bei einem solch fundamentalen Organisationsverhältnisse im Kreise der Chätopoden andere als durch Rückbildung oder durch abgekürzte Entwicklung verursachte Modificationen zur Ausbildung gelangt sein werden.

Wenn nach alledem über die getrennte Anlage von Gehirnganglion und Bauchstrang kaum noch Zweifel herrschen kann, so fragt es sich erstens: welche Bedeutung hatten ursprünglich die secundär mit dem Bauchstrange als Schlundcommissuren in Verbindung tretenden Fortsätze der Gehirncommissur, und zweitens: wie haben wir uns die Genese des Bauchstranges vorzustellen?

In Bezug auf die (theilweise!) dem Schlundring entsprechenden Faserstränge herrscht unter den verschiedenen Forschern, was die Herleitung aus ursprünglicheren Formen betrifft, eine erfreuliche Übereinstimmung, indem nahezu alle diejenigen, die sich eingehend mit dieser Frage beschäftigt haben, einig darin sind, dass diese Stränge den Seitennerven der Turbellarien und Nemertinen homolog zu erachten seien.

Zuerst wurde dies nachdrücklich durch SALENSKY im Anschlusse an seine embryologischen Studien über *Borlasia* (83*a* pag. 744) vertreten. Indem er der älteren auf vergleichend anatomischen Befunden basirenden Auffassung gegenüber, der zufolge die Lateralnerven der Nemertinen dem Bauchstrange der Anneliden homolog sein sollten, die embryologisch festgestellte Thatsache geltend macht, dass dieser Bauchstrang aus besonderen, paarigen Ectodermverdickungen hervorgeht, welche den Nemertinen vollkommen fehlen, kommt er zum Schlusse, dass die Lateralnerven letzterer nicht dem Bauchstrange, sondern der

Schlundcommissur homolog seien. In einer ausführlicheren Abhandlung über denselben Gegenstand (84 pag. 538—551) schließt er sodann in diesen Vergleich auch die Turbellarien mit ein und bekämpft die von Lang (81 pag. 88) versuchte Ableitung des Nervensystems der Hirudineen und Anneliden von demjenigen der *Gunda segmentata*.

In ganz ähnlichem Sinne und sehr eingehend hat auch Goette dieses Problem behandelt. Schon im 1. Hefte seiner bekannten Untersuchungen (82 pag. 102), wo er die von Kleinenberg für *Lumbricus* nachgewiesene getrennte Anlage und secundäre Verbindung von Hirn und Bauchmark für *Nereis* bestätigen konnte, zieht er aus dieser Thatsache den Schluss, »dass die Chätopoden eigentlich zwei genetisch getrennte Nervensysteme besitzen, von denen das eine, das sogenannte Hirn, dem Scheitelfelde in der Nähe des oberen Poles, das andere als Bauchmark dem Prostomialfelde hinter dem Munde angehört, eine Auffassung, welche für weitere Vergleiche von einschneidender Bedeutung ist«. Und im 2. Hefte werden denn auch diese Vergleiche ins Auge gefasst. Er betont zunächst die Homologie des Hirns bei Turbellarien und Nemertinen einer- und bei gegliederten Würmern andererseits, und sodann auch (84 pag. 98) diejenige zwischen den Schlundcommissuren dieser Würmer und den Seitennerven der Turbellarien. Ja, unter Berücksichtigung der präoralen, durch Hatschek bei der *Polygordius*-Larve nachgewiesenen Fortsätze der Seitennerven, die von beiden Seiten her durch ein zartes Nervennetz in Verbindung treten, lässt sich behaupten, »dass das Hirn und die Seitennerven der Dendrocölen sich mit dem Hirn und seinen bis zum Bauchmark reichenden Schlundcommissuren bei *Echiurus* und den *Polygordius*-Larven völlig decken«.

Zu denjenigen Forschern, die die Schlundcommissur der Anneliden, Mollusken etc. den Seitennerven der Turbellarien und der Rotatorien vergleichen, gehört auch Hatschek (85 pag. 10). Aber mit dem Unterschiede, dass Hatschek, im Gegensatze zu den vorgenannten Autoren, und mit Lang zugleich auch den Bauchstrang von diesen verlängerten Seitennerven ableitet.

Auch ich halte die Homologie zwischen den Seitennerven der Platoden und Rotatorien einer- und dem Schlundringe der Anneliden, Mollusken etc. andererseits für diejenige, welche sich allein mit den embryologisch festgestellten Thatsachen in Einklang bringen lässt.

Und zur weiteren Begründung derselben möchte ich noch auf eine, wie mir scheint, für die Entscheidung der Frage sehr wichtige Angabe Kleinenberg's hinweisen. Kleinenberg beschrieb nämlich (86 pag. 108—112), wie sich bei der Larve von *Lopadorhynchus* unter dem Prototroch ein ziemlich dicker Nervenstamm als Fortsetzung der Hirncommissur bildet, der sich auf der Höhe des Hornes des unteren Schlundganglions in zwei Äste theilt. Der äußere Ast, der »Seitennerv«, verläuft lateralwärts von den Neuralplatten zur Region des Afters und geht später zu Grunde, der innere bildet einen Abschnitt des bleibenden Schlundringes. Ich citire noch folgenden recapitulirenden Satz (86 pag. 196): »Aus dem beschreibenden Capitel ergiebt sich, dass diese letzteren [nämlich die Seitennerven] nicht den Schlundring darstellen. Die Fasern der subtrochalen Anlagen und des Bauchstranges treten in den Ringnerven und die Hirncommissur allerdings gerade an den Punkten ein, wo die Seitennerven abgehen, und später erscheinen Schlundcommissur und Seitennerv sogar eine Strecke weit zu einem gemeinsamen Stamm verbunden, aber noch lange, nachdem der Schlundring und die Connective des Bauchmarkes fertig sind, lassen sich die Seitennerven ohne Schwierigkeit außerhalb aller Anlagen des Annelidenkörpers im larvalen Ectoderm bis zum After verfolgen. Auch ist sicher, dass sie während der Erneuerung der Epidermis zu Grunde gehen.«

Aus dieser Darstellung folgt, dass nur ein kurzer vorderer (cephaler) Abschnitt jedes Seitennerven, resp. jeder Hirncommissur, in die Bildung des Schlundringes eingeht, dass dagegen je der längere hintere, das Soma durchziehende als Larvenorgan späterhin zu Grunde geht. Diese beiden vorübergehend auftretenden, weit über den Schlundring hinaus bis zur Afterregion reichenden Nerven der *Lopadorhynchus*-Larve erscheinen mir nun als der gewichtigste ontogenetische Nachweis, der sich zu Gunsten der Homologie zwischen Schlundring der Anneliden etc. einer- und Seitennerven der Platoden etc. andererseits ins Feld führen lässt; denn welch anderen Sinn könnte man sonst diesem auf das larvale Leben beschränkten Nerven beilegen? Allerdings wird durch diesen Befund der Vergleich dahin eingeschränkt, dass nur die vorderen (cephalen) Abschnitte der Seitennerven als Homologa des Schlundringes in Betracht kommen. Kleinenberg selbst hat zwar in

seiner Arbeit diese Homologie nicht ausdrücklich hervorgehoben, aber durch den jenen Nerven beigelegten Namen »Seitennerven« scheint mir doch implicite dieselbe auch von seiner Seite auszusprechen beabsichtigt gewesen zu sein.

Es bleibt nun noch die weitere Frage zu erörtern, wie wir uns die Genese des Bauchstranges vorzustellen haben.

Die von Lang und Hatschek vertretene Ansicht, der zufolge der Bauchstrang der Annulaten durch ventrale Annäherung der vorerwähnten beiden Seitennerven zu Stande gekommen sein soll, ist, wie aus dem Vorhergehenden sich ergiebt, unhaltbar. Allein schon die Thatsache, dass diese Seitennerven bei Anneliden, so weit wie sie nicht zur Bildung des Schlundringes beitragen, also gerade in dem Körpertheile, wo sich der Bauchstrang ausbildet, nämlich im Soma, nur im larvalen Leben vorhanden sind, um sich sodann wieder zurückzubilden, bietet für jene Auffassung ein schwer zu beseitigendes Hindernis. Und wollte man dem gegenüber geltend machen, dass bei den Platoden als den muthmaßlichen nächsten Verwandten der Annulaten-Vorfahren, entsprechend ihrer gemeinsamen Abstammung von den Ctenophoren, eine Vielzahl (bis 4 Paare) von conform den Seitennerven aus dem Gehirn entspringenden Nerven vorkommen könnten, und so der Bauchstrang einem anderen, sich nicht rückbildenden Paare solcher Nerven seinen Ursprung verdanken könnte (einen Einwurf, dessen Berechtigung ich durchaus anerkenne), so wäre darauf zu erwidern, dass von keinem der zahlreichen Bearbeiter der Annulaten-Ontogenie jemals ein solcher Modus der Bauchstrang-Entwicklung beobachtet worden ist. Wohl aber stimmen diese fast ausnahmslos darin überein, dass unabhängig vom Gehirne, im Bereiche des Somas, zwei ventrale Ectodermverdickungen, nämlich die Bauchplatten, angelegt werden, Verdickungen, welche sich der Segmentirung des Mesoblasts conform gliedern, um sodann in ihren lateralen Abschnitten das Material für die Parapodien etc. und medial dasjenige für die Ganglienknoten des Bauchstranges zu liefern, ein Bildungsmodus, der sich mit dem postulirten Auswachsen von Nervenstämmen aus dem Gehirne schlechterdings nicht in Einklang bringen lässt.

Kleinenberg, der die Genese des Gehirnganglions kurz dahin zusammenfasste (86 pag. 87): »das Kopfganglion entsteht durch das Eingreifen von Sinnesorganen in einen einfachen Ganglienzellen-Mechanismus«, schrieb über die Genese des Bauchstranges: »Dieselbe Beziehung macht sich auch bei der Entwick-

lung des nervösen Centralorgans, welches aus der Subumbrella erwächst, geltend, allein hier tritt noch die Bewegungsfunction als gestaltendes Princip hinzu: Bauchstrang und Muskulatur entspringen gemeinschaftlichem Boden. Das Kopfganglion ist im Wesentlichen Sinnesnervensystem, der Bauchstrang Sinnes-Muskel-Nervensystem«.

In wie hohem Grade nun aber auch der Bauchstrang ein Sinnes-Muskel-Nervensystem darstellen mag, so lässt sich doch die Ansicht, dass Bauchstrang und Muskulatur aus gemeinschaftlichem Boden entspringen, den Ergebnissen der neueren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen gegenüber nicht aufrecht erhalten. Und das Eingreifen von Sinnesorganen in einfache Ganglienzellen-Mechanismen kann uns wohl die allerersten Stadien der Genese eines Centralorgans überhaupt, nicht aber die des Bauchstranges im Besonderen illustriren.

Nachdem Salensky die Herleitung des Bauchstranges von den Seitennerven so scharf bekämpft hatte, fühlte er offenbar, dass nun der genealogischen Forschung die Aufgabe gestellt sei, eine andere Herleitung zu versuchen, und er bot uns denn auch die folgende Hypothese (86a pag. 611): »Toutes les recherches relatives à l'évolution du système nerveux des Annélides nous autorisent à croire que la chaîne ganglionnaire ventrale est une formation nouvelle qui probablement a existé chez les ancêtres turbellariformes des Annélides, à une époque très reculée. Cette induction ressort du fait que l'apparition des plaques médullaires est très précoce dans cette classe. On pourrait considérer comme ayant précédé la chaîne ganglionnaire ventrale, une gouttière médullaire, qui, chez ces formes ancestrales, aurait régné le long de la face ventrale.«

Wenn ich Salensky's Gedankengang richtig interpretire, so scheint er die Ansicht zu hegen, dass die ventrale Wimperrinne oder, wie wir das Gebilde nennen, das Neurotrochoid, etwa in ähnlicher Weise als Vorläufer des Bauchstranges aufgefasst werden könne, wie die Chorda dorsalis als Vorläufer des definitiven Skelets. Damit aber eine solche Auffassung zulässig erschiene, müsste doch zuerst irgend welche specifische nervöse Organisation des Neurotrochoids nachgewiesen sein, an der Hand welcher oder auf Kosten welcher im Laufe der Entwicklung dann die Gangliensysteme des

Bauchstranges zur Ausbildung gelangen konnten. Wenn sich z. B. der von Bergh (90 pag. 483) bei *Lumbricus*-Embryonen entdeckte Plexus von Nervenzellen und Nervenfasern (der sich längs der Mittellinie des Bauches, zwischen den Neuralplatten, schon zu einer Zeit entwickelt, wo die Zellen dieser Platten noch einen ganz embryonalen Charakter haben) als solches ursprünglich dem Neurotrochoid zugehöriges System ergeben hätte, so wäre damit jener Salensky'schen Auffassung eine Stütze geboten. Aber kein derartiger Nachweis ist erbracht, und überdies finden wir ja das Neurotrochoid bei Annelidenlarven auch dann noch in voller Function, wenn die Bauchstranganlagen schon einen hohen Grad der Ausbildung erlangt haben.

Auf ganz anderen Bahnen, und wie ich gleich hinzufügen will, meiner Ansicht nach auch dem wahren Sachverhalt viel näher kommend, bewegte sich der Gedankengang Goette's, als er (84 pag. 101) den nachfolgenden Satz schrieb: »Darf man daraus [nämlich aus der Art, wie sich nach Hatschek und Goette bei *Echiurus* der Bauchstrang entwickelt] einen Schluss auf die Stammesgeschichte des Bauchmarks ziehen, so würde er so lauten, dass es zuerst in einem Ganglienpaar dicht hinter dem Munde und zu beiden Seiten der Prostomiallinie bestand, dass alsdann immer mehr solcher Ganglienpaare sich dem ersten rückwärts anschlossen, woraus zuletzt die Stränge hervorgingen.«

Und auf eben solche richtigere Bahnen führt meiner Ansicht nach die wichtige Entdeckung Zelinka's (91 pag. 147), dass die Rotatorien ein wohl ausgebildetes Subösophagealganglion besitzen. Dieses Ganglion wird als ventrale, hinter dem Munde befindliche Ectodermverdickung angelegt und löst sich erst später von dem äußeren Keimblatte ab, um an den Pharynx unter den Oesophagus zu rücken. Diese Entstehungsweise, sagt Zelinka: »erinnert lebhaft an diejenige des Subösophagealganglions von *Teredo*, wie sie Hatschek beschrieben hat, und sowohl die gleiche Entstehung beider Ganglien, als ihre gleiche Lagerung in den der Trochophora so nahe stehenden Stadien berechtigt zur Annahme, dass man es hier mit einem homologen Gebilde zu thun habe.« Weiter sagt Zelinka, und zwar im Anschlusse an Hatschek: »Es dürfte demnach das subösophageale Ganglion der Anlage des Pedalganglions der Mollusken, dem Bauchganglion der Chätognathen und dem subösophagealen Ganglion des Schlundringes bei den Brachio-

poden homolog sein.« Ferner: »Als eine Consequenz würde sich ergeben, dass die nach hinten ziehenden Nerven nicht in Gänze der Schlundcommissur der Metanephridiozoa entsprechen würden, sondern nur so weit, bis sie an das subösophageale Ganglion die verbindende Faser abgegeben haben. . . . Es können trotzdem diese Nerven den Seitennerven der Turbellarien entsprechen, das heißt, das subösophageale Ganglion hätte sich den vorhandenen, von den Turbellarien überkommenen Nerven eingefügt. Ob es sich im Anschluss an die lateralen Taster, oder ein anderes Sinnesorgan entwickelt hat, entzieht sich vor der Hand noch der sicheren Beurtheilung.«

Wie schon aus den vorhergehenden Citaten sich ergiebt, stützte sich Goette bei seiner — allein mit den Thatsachen übereinstimmenden — Ableitung des Bauchstranges vom Subösophagealganglion vornehmlich auf eine Arbeit Hatschek's, und Zelinka, dessen Entdeckung eines Subösophagealganglions bei Rotatorien für dieselbe Ableitung eine überaus gewichtige Stütze bietet, adoptirt geradezu gewisse Reflexionen Hatscheks. Und so wiederholt sich hier ein ähnlich paradoxer Fall, wie wir einen solchen bereits oben pag. 142 von der Phylogenie des Kopfganglions zu constatiren hatten. Wie nämlich Hatschek zugleich die unabhängige Entstehung des Scheitelganglions und — die einheitliche Entstehung des gesammten Nervensystems vertritt, so lieferte er auch die besten Zeugnisse für die unabhängige Entstehung des Bauchstranges vom Subösophagealganglion aus, ohne dessbalb aufzuhören, zugleich die Herleitung dieses Bauchstranges von den Seitennerven zu vertreten. So sagt er in seinen theoretischen, der Entwicklungsgeschischte von *Teredo* beigefügten Erörterungen (80 pag. 39): »Die Anlage des ventralen Ganglions von *Teredo* stimmt nun, vor Allem in Bezug auf die Lage, mit dem Bauchstrang der Anneliden auffallend überein. . . . Wenn wir daher das ventrale Ganglion der Anneliden und Muscheln mit einander vergleichen wollten, so müssten wir dies in der Weise thun, dass wir Anneliden und Mollusken von einem gemeinschaftlichen ungegliederten Stadium ableiten, welchem schon eine ventrale Ganglienanlage eigenthümlich war.«

Ferner in seiner Abhandlung über die Entwicklung von *Sipunculus* (83 pag. 70): »Ich halte die Ableitung des Sipunculidenstammes von einer gegliederten Urform für sehr zweifelhaft. Ich möchte denselben von jenem ungegliederten Typus sich abzweigen lassen, von

welchem *Sagitta*, die Mollusken und auch (durch Erwerbung der Segmentirung) die Anneliden abzuleiten sind. . . . Ich möchte also jener Stammform ein primitives Centralnervensystem des Rumpfes zuschreiben, von welchem das Bauchmark sowohl bei *Sipunculus*, *Sagitta*, Brachiopoden, Mollusken (Pedalnerven), als auch bei Archianneliden sich ableiten ließe« etc.

Durch seinen Befund an *Teredo* wurde also HATSCHEK zu dem Schlusse gedrängt, dass, wenn wir das ventrale Ganglion der Anneliden und Muscheln mit einander vergleichen wollen, wir auch diese beiden Thiergruppen von einem gemeinschaftlichen ungegliederten Stamme ableiten müssen, welchem schon eine ventrale Ganglienanlage eigenthümlich war. Weiterhin leitet er in der That Anneliden, Mollusken, *Sagitta*, Sipunculiden und Brachiopoden von einem solchen ungegliederten Stamme ab. Anstatt nun aber hieraus den, wie mir scheint, sich zwingend weiter ergebenden Schluss zu ziehen, dass die Bauchganglienkette der Anneliden im Anschlusse an das Subösophagealganglion und als Product der Segmentirung entstanden sei, leitet er in seiner letzten hierauf bezüglichen Publication, nämlich in seinem Lehrbuche, den Bauchstrang nach wie vor von den Seitennerven her. Der Passus (88 pag. 402) lautet: »Das Bauchmark, welches vom Ectoderm abstammt, ist ebenfalls zu den secundären Organen zu rechnen, dasselbe ist aber zurückzuführen auf eine Fortsetzung der ventralen Längsnerven; diese bilden im Bereich des Prosoma getrennt verlaufend die Schlundcommissuren, im Metasoma aber rücken sie meist näher zusammen und sind durch Quercommissuren verbunden und stellen so das Bauchmark dar.«

Dass HATSCHEK jenen Schluss zu ziehen versäumte, muss um so auffälliger erscheinen, wenn man bedenkt, dass die Ableitung des Bauchstrangs vom Subösophagealganglion die von ihm so nachhaltig und meiner Ansicht nach mit Erfolg vertretene Trochophoratheorie nicht wenig zu stützen geeignet ist. Allerdings darf nicht unerwähnt bleiben, dass ZELINKA's wichtige Entdeckung eines Subösophagealganglions bei Rotatorien HATSCHEK bei Abfassung der citirten Arbeiten noch nicht bekannt gewesen war.

Mit einer solchen Herleitung des Bauchstranges scheint mir nun auch das ontogenetische Verhalten in jeder Hinsicht vereinbar. Wir haben oben (pag. 61) gesehen, dass das Subösophagealganglion allen anderen in der Entwicklung voraneilt, dass es zu einer Zeit, wo die übrigen Ganglien noch weit

in ihren Hälften vom Neurotrochoid geschieden aus einander liegen, bereits eine einheitliche, im Bereiche des Mundes gelegene Anlage darstellt, und dass es endlich noch dadurch ausgezeichnet ist, dass es das Material für das Schlundnervensystem und für einen Theil des Schlundringes liefert. Die hinteren, einer ausgiebigen Concrescenz unterliegenden Ganglien stellen sich als mediale Abschnürungen der Bauchplattensegmente dar, und die Thatsache, dass die Segmentirung dieser Bauchplatten conform der Mesoblastsegmentirung erfolgt, berechtigt uns zu dem Schlusse, dass die Ausbildung des gegliederten Bauchstranges mit der Gliederung des Somas, also mit der Frage nach der Metamerie überhaupt zusammenfällt.

Man könnte einwenden, welcher Vortheil der phylogenetischen Forschung daraus erwachse, dass man das Problem der Genese einer vielgliedrigen Bauchganglienkette auf das Problem der Genese Eines vordersten Bauchganglions reducirt habe. Nun, abgesehen davon, dass sich dieses vorderste Ganglion ohne Weiteres als Homologon des Subösophagealganglions der Rotatorien, Mollusken, Chätognathen, Brachiopoden und Bryozoen etc. begreifen lässt, dürfte doch auch die Aufgabe, für die Entstehung dieses Einen Ganglions eine Erklärung zu finden, leichter erscheinen als die für eine ganze Kette solcher. Zelinka (vergl. oben pag. 162) hat in dieser Hinsicht schon die Frage aufgeworfen, ob sich das Subösophagealganglion etwa im Anschlusse an die lateralen Taster oder ein anderes Sinnesorgan der Rotatorien (resp. der Trochophora) entwickelt habe, und dem möchte ich hinzufügen, ob nicht auch die Ausbildung des Schlundes, besonders seiner Muskulatur viel dazu beigetragen habe, dass gerade an dieser Stelle ein so mächtiges nervöses Centrum zur Ausbildung kam.

Wenn nach alledem fürderhin dem Subösophagealganglion in der Organisation der Trochophora als Stammform der zygoneuren Metazoen eine hervorragende Bedeutung zuzuerkennen ist, so muss es auffallen, dass bei Einer hierher gehörigen Thiergruppe, nämlich bei den Platoden, von einem Subösophagealganglion sehr wenig bekannt ist. Nur von Einem Autor ist, so weit ich die betreffende Litteratur kenne, ein solches Ganglion bei hierhergehörigen Thieren beschrieben worden, und zwar von Sommer (80 pag. 630) bei *Distomum*. Lang, einer unserer erfahrensten Kenner der Platodengruppe, ist allerdings mit Sommer's

Interpretirung nicht einverstanden, indem er (81 pag. 91) sagt: »Sommer hat . . . . einen von mir übersehenen, unpaaren, dem Schlunde unten anliegenden Nervenknoten als unteres Schlundganglion, und die Nerven, die dasselbe mit der Gehirncommissur (nach Sommer das obere Schlundganglion) verbinden, und die ich als Pharynxnerven beschrieben habe, als Schlundcommissur beschrieben. Ich brauche wohl nicht noch besonders zu erwähnen, dass ich diese Ansicht durchaus nicht theilen kann, da ich die Längsnerven der Plathelminthen für der Bauchganglienkette der höheren gegliederten Würmer homolog halten muss. Bei *Distomum* entspringen diese Längsstämme aber nicht aus dem unteren Schlundganglion Sommer's, sondern aus den seitlichen Theilen der Gehirncommissur (oberes Schlundganglion Sommer's). Den dem Schlunde von *Distomum* unten anliegenden Nervenknoten halte ich für eine zum mesenchymatösen Nervensystem im Anschluss an die Muskulatur des Schlundes entstandene Bildung. Für meine Auffassung spricht außer dem histologischen Verhalten auch der Umstand, dass das erwähnte Ganglion unpaar ist.«

Dem gegenüber ist zu bemerken, dass der Haupteinwand sofort hinfällig wird, wenn man, im Gegensatze zu Lang, die Längsnerven der Plathelminthen für der Bauchganglienkette der gegliederten Würmer nicht homolog hält; denn dann entspringen die Seitennerven bei *Distomum* genau so wie bei den Annelidenlarven, nämlich aus den seitlichen Theilen der Gehirncommissur. Die Erwägung ferner, dass der dem Schlunde von *Distomum* anliegende Nervenknoten im Anschlusse an die Muskulatur des Schlundes entstanden sei, kann der Auffassung dieses Knotens als »Subösophagealganglion« um so weniger hinderlich sein, als ich der Meinung bin, dass (vergl. oben pag. 164) in der That bei der phylogenetischen Entstehung des Subösophagealganglions die Muskulatur des Schlundes eine Rolle gespielt hat. Und die Thatsache endlich, dass das fragliche Ganglion bei *Distomum* unpaar ist, bildet gar keinen Einwurf, indem auch bei anderen Formen dieses Ganglion unpaar erscheint, und überdies unpaare Organe aus paarigen Anlagen hervorgehen können.

Es ist die Aufgabe künftiger Forschung, festzustellen, ob den Platoden in der That in der Regel ein Subösophagealganglion abgeht, wobei insbesondere die Region des Pharynx ins Auge zu fassen sein wird. Sollten aber diese Bemühungen negativ ausfallen, und das von *Distomum* beschriebene Ver-

halten sich demgemäß als ein isolirter, auf analoger Entwicklung beruhender Fall herausstellen, was ich sehr bezweifle, so läge dann in dem Mangel des Subösophagealganglions meiner Meinung nach ein starker Hinweis dafür, dass sich die Platoden als ein besonderer Ast (divergirend von den zygoneuren Metazoen oder Trochophora-Thieren) aus der gemeinsamen, Ctenophoren ähnlichen Stammform entwickelt haben.

Die Neuroglia. Weigert's Auffassung derselben als einer Bindesubstanz. Hiermit übereinstimmende Genese der Neuroglia von Capitella.

In seiner letzten Publication über die Neuroglia schließt einer ihrer besten Kenner, Weigert (95 pag. 66), den Abschnitt über die histogenetische Stellung der Neuroglia mit den Worten: »Das letzte Wort in dieser Angelegenheit haben die Embryologen zu sprechen. Aber, wie auch ihre Entscheidung ausfällt, um die Thatsache, dass die Neuroglia morphologisch und biologisch sich wie eine Bindesubstanz verhält, kann man jetzt nicht mehr herumkommen.«

In der Voraussetzung, dass sich dieser Appell nicht ausschließlich an die Embryologen der sog. höheren Thiere richtet, möchte ich hier auf das im speciellen Theile dieser Arbeit (pag. 68—71) ausführlich beschriebene, bei Embryonen vom 9.—10. Tage auftretende Platten- und Zellensystem hinweisen, welches nach allen Richtungen hin den Bauchstrang und das Gehirn durchsetzt. Seiner ganzen Lage und Beschaffenheit nach konnte dieses System nichts Anderes, als die in der Entwicklung begriffene Bindesubstanz des Nervensystems oder die Neuroglia darstellen. Und was die Herkunft der betreffenden Zellen angeht, so erschien es, wenn auch nicht als sicher nachgewiesen, doch als sehr wahrscheinlich, dass sie von dem larvalen Mesoblaste oder Pädomesoblaste (vergl. pag. 22) abstammen.

6. Die Sinnesorgane.

Die Augen. Entwicklung bei Capitella. Anläufe zu höherer Ausbildung. Vergleich mit anderen Anneliden.

Im speciellen Theile dieser Arbeit (pag. 60) haben wir gesehen, dass am 7. Tage der Embryonalentwicklung am Gehirn zwei ventral gelegene Hügel auftreten, und dass innerhalb jedes dieser eine helle Blase mit centralem Pigmenthaufen und (vorübergehendem) canal-

artigem, nach dem Ectoderm gerichtetem Fortsatze scharf hervortritt. Diese offenbar vom Ectoderm her eingestülpten, also secundär dem Gehirn einverleibten Säckchen repräsentiren die ersten Anlagen der Augen (Fig. 77, 78 und 81 *A*). Die genauere Untersuchung (pag. 67) erweist, dass diese von Gehirnzellen umgebenen Säckchen eine central gelegene, von Pigment bedeckte Linse nebst mehreren in Rückbildung befindlichen Kernen enthalten (Fig. 93 u. 94 *A*). Vergleicht man das embryonale Auge mit dem des erwachsenen Thieres (Eisig 87 pag. 494—496), so ergiebt sich, dass die ganze so gestaltete Augenblase zu dem wird, was ich als »lichtbrechende Zelle« bezeichnet habe. Es fehlen nur noch die distal die Verbindung mit der Cuticula herstellenden Fadenzellen sowie die Fasern der basal innervirenden Ganglienzellen. Erst bei 6—7 Tage alten Larven, und zwar nach dem Schwunde des Prototrochs, nimmt das Auge seine definitive Lage zwischen Gehirn und Haut ein, und diese Verlagerung wird weniger durch active Ortsveränderung des Organs, als vielmehr durch das Abwerfen des gerade über ihm gelegenen Prototrochs etc. bedingt (vergl. pag. 81 und Fig. 114, 115 und 115 *a*).

Die Entwicklung des *Capitella*-Auges lässt ohne Weiteres erkennen, dass man es mit Anläufen zu thun hat, die früher zu einer höheren Organisation geführt haben, Anläufen, die jetzt aber schon in der embryonalen Periode zum Stillstand kommen. Zum Beweise dessen vergleiche man Kleinenberg's Beschreibung der ersten Entwicklungsstadien des Alciopiden-Auges (86 pag. 75), insbesondere das auf seiner Fig. 72 *a* abgebildete Stadium mit unserer Fig. 94.

Die Wimperorgane (Geruchsorgane). Ihre Entwicklung bei Capitella und bei Lopadorhynchus. Übereinstimmung beider in der Organanlage. Unterschied in den beiderseitigen Innervationsverhältnissen. Derselbe wird durch die Rückbildung des Gehirns von Capitella bedingt. Die Wimperorgane sind schon der Trochophora zugehörig. Ihre Homologie mit den Polfeldern der Ctenophoren.

Erst am 4.—5. Tage der Larvenentwicklung vollzieht sich die Anlage der Wimperorgane, und zwar jederseits in Form einer zwischen Prototroch- und Augenregion erfolgenden Ectodermeinstülpung (pag. 79 Fig. 111 *W.O*). Einen Tag später bilden die so entstandenen Anlagen schon ansehnliche, mit deutlichen äußeren Mündungen versehene Säckchen, in welche dorsal ein starker, nahezu gemeinsam

mit der Schlundcommissur aus dem Gehirn entspringender Nerv eintritt, und an welchen sich ventral ein Zellstrang, der künftige Retractor, befestigt (pag. 81 Fig. 114—114 *c*). Weiterhin scheinen die Organe immer mehr nach vorn zu rücken, was aber thatsächlich auf einer Reduction des Prostomiums beruht. Bei 13 Tage alten Larven fanden sich die Retractoren der Wimperorgane ausgebildet, und bei 16 Tage alten wurde eine starke Flimmerthätigkeit in ihnen beobachtet.

So weit mir bekannt ist, hat nur noch Ein Autor eingehendere Beobachtungen über die Entwicklung dieses Sinnesorgans gemacht, nämlich KLEINENBERG bei *Lopadorhynchus* (86 pag. 61, 63 und 70). Er fand die frühesten Stadien der Geruchsorgane als flache Einsenkungen der Sinnesplatten, Einsenkungen, die sich bald deutlicher von den anderen Theilen der Sinnesplatten sondern und ihre percipirenden Zellen sowie einen besonderen Apparat centraler Nervenzellen erhalten. Weiterhin werden sie zu immer tieferen, eiförmigen, ausstülpbaren Säckchen, und an der inneren, mit der Sinnesplatte verschmolzenen Wand jedes Säckchens entsteht ein rundlicher Körper, nämlich das Ganglion des Geruchsorgans. Dann theilt sich diese Ganglienmasse in 2 Abschnitte, deren innerer mit dem Kopfganglion verschmilzt und deren äußerer zum bleibenden Ganglion des Geruchsorgans wird.

Wie man sieht, stimmt das bei *Capitella* beobachtete Verhalten in der Hauptsache, nämlich was die Anlage der Riechsäckchen betrifft, gut mit KLEINENBERG's Beschreibung überein. Nur hinsichtlich der Innervationsverhältnisse herrscht ein bedeutsamer Unterschied, und dieser ist lediglich aus der schon mehrfach betonten starken Rückbildung speciell des Gehirns von *Capitella* zu erklären, einer Rückbildung, die eben ihre Wirkung schon in der embryonalen und larvalen Entwicklung geltend macht. Zur Erläuterung dessen citire ich zunächst den folgenden Passus aus meiner Monographie (87 pag. 498):

»Auf Grund seiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen hat KLEINENBERG festgestellt, dass die im fertigen Annelidenkörper so selbständig erscheinenden Gehirnganglien an der Hand theils provisorischer, theils bleibender Sinnesorgane zur Ausbildung gelangen, dass also das Annelidengehirn, phylogenetisch betrachtet, ein Aggregat darstellt. Wenn wir unter diesem Gesichtspunkte, dessen Bedeutung Jedem einleuchten wird, das so auffällige Innervationsverhältnis der Wimperorgane, insbesondere von *Notomastus* und

Mastobranchus, betrachten, so erscheint dasselbe viel verständlicher. Wir haben gefunden, dass in beiden Gattungen die hinteren Gehirnganglien vollständig in der Innervirung der Wimperorgane aufgehen, dass somit jene Ganglien geradezu als Ganglien der Wimperorgane bezeichnet werden konnten. Nun, zugegeben, dass sich diese Ganglien im Anschlusse an die von ihnen innervirten Sinnesorgane entwickelt und erst nachträglich mit den vorderen Ganglien vereinigt haben, so repräsentiren die Gehirne von *Notomastus* und *Mastobranchus* die dem ursprünglichen Zustande unter den Capitelliden noch am nächsten kommenden Stadien. *Dasybranchus* entfernt sich schon dadurch etwas von jenem Zustande, dass von den hinteren und seitlichen Ganglien, nebst den Wimperorganen, auch andere Organe innervirt werden, und bei *Heteromastus* sowie *Capitella* endlich sind in Folge der totalen Verschmelzung aller Ganglien die ursprünglichen Verhältnisse gänzlich verwischt.«

Man sieht, dass sich die weniger rückgebildeten Capitelliden-Genera wie *Dasybranchus*, *Mastobranchus* und *Notomastus* hinsichtlich der Innervationsverhältnisse der Wimperorgane im erwachsenen Zustande ganz ähnlich wie *Lopadorhynchus* verhalten, und bei jenen wird sich aller Wahrscheinlichkeit nach auch die Entwicklung ähnlich abspielen.

Die Wimperorgane sind bei so vielen Vertretern der zygoneuren Metazoen nachgewiesen worden, dass sie von Hatschek mit Recht zu den bereits der Trochophora, als gemeinsamer Stammform dieser Metazoen, eigenen Organen gerechnet werden. Und im Hinblick darauf ist es gewiss von hohem Interesse, dass auch diejenigen radiär organisirten Thiere, von welchen die Trochophora sich am ungezwungensten ableiten lässt, nämlich die Ctenophoren, im Bereiche des Scheitelorgans ein paariges, allgemein als Geruchsorgan gedeutetes Sinnesorgan besitzen, nämlich die sog. Polfelder. Eingehende auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen werden zu zeigen haben, ob und in wie weit sich diese von mir supponirte Homologie zwischen den Polfeldern und Wimperorganen begründen lässt.

7. Die Chätopodien.

Ihre Entwicklung bei Capitella. Entstehung der neuralen und hämalen Organe durch Theilung der ursprünglich einfachen Anlagen. Ähnliches Verhalten der Oligochäten conform Bourne. Vorkommen überzähliger Chätopodien.

Capitella ist für das Studium der Parapodentwicklung kein geeignetes Object, und dementsprechend habe ich denn auch nur wenig darüber mitzutheilen.

Als erste Anlagen der Chätopodien fand sich bei 9 Tage alten Embryonen lateral vom Bauchstrang jederseits eine Reihe durch ihre Größe ausgezeichneter Zellen (pag. 71, Fig. 96 *Pd*), deren Herkunft mir durchaus unbekannt geblieben ist. Am 11.—12. Tage, also bei dem Ausschwärmen nahen Embryonen, erscheinen diese Anlagen bereits mehrzellig und lassen auch je eine winzige Borste sowie basale, den späteren Protractoren entsprechende Muskeln erkennen. Sie liegen zu dieser Zeit noch total im Ectoderm und erreichen in ihren Durchmessern kaum diejenigen der größeren Prostomiumdrüsen (pag. 73, Fig. 104 *Pd*). Bei 1—3 Tage alten Larven endlich sind entsprechend der Gliederung des Somas in 13 Segmente mit 13 Ganglien auch 13 Paare neuraler und hämaler Chätopodien vorhanden, welche nun in das Cölom hineinragen (pag. 77, Fig. 108). Da ich ursprünglich nur das Vorhandensein von je Einer Reihe von Chätopodiumanlagen jederseits festzustellen vermochte, so liegt die Vermuthung nahe, dass die neuralen und hämalen Organe durch Theilung dieser Anlagen entstanden sind, eine um so berechtigtere Vermuthung, als es Bourne gelungen ist (94 pag. 15—24), bei Oligochäten diesen Modus der Chätopodentwicklung, das heißt die Entstehung secundärer Borstendrüsen durch Theilung von primären, Schritt für Schritt zu verfolgen. Auch Häcker (94 pag. 253) giebt an, dass der ventrale und dorsale Borstensack (von *Polynoe*) aus einer ursprünglich einheitlichen Knospe hervorgeht.

Als Monstrosität sei hervorgehoben, dass bei *Capitella* zuweilen anstatt Einer neuralen oder hämalen Borstendrüse in einem Segmente je zwei solche vorkommen. Es ist mir aber nicht bekannt, ob solche Doppelbildungen sich auch beim erwachsenen Thiere vorfinden, ob sich also das überzählige Parapod weiter zu entwickeln vermag.

II. Das Entoderm.

1. Der Hauptdarm (Mitteldarm).

Zusammenfassung seiner Entwicklung bei Capitella. Bildung der Entoblasten. Amitotische Theilung ihrer Kerne in die Entodermmutterkerne. Bildung der Entodermmutterzellen. Bildung der Entodermzellen sowie des intralecithalen Urdarms. Auflösung des Urdarmepithels. Entstehung der amöboiden Entodermzellen. Anastomosiren ihrer Fortsätze und Abkapselung von Dotterportionen. Bildung der definitiven Darmhöhle. Verbindungen zwischen Fortsätzen amöboider Darmzellen und Zellen des Ecto- und Mesoderms. Keine Epithelmuskelbildung. Die Splanchnopleura. Vorkommen eines präoralen Darmdivertikels. Entstehung des definitiven Darmepithels. Stadien der Mitteldarmbildung. Capitella recapitulirte ursprünglich ein typisches Gastrulastadium, und ihr Urdarm wurde einst direct zum Mitteldarm. Der secundäre, modificirte Entwicklungsmodus durch die Ausbildung des colossalen Dotters oder durch die Brutpflege bedingt.

Nachdem aus dem Makromeren-Quartett *A*, *B*, *C* und *D* durch 3 successive Theilungen die 3 Mikromeren-Quartette, und durch vorzeitige Theilung von *D* in D_4 der 2. Somatoblast = *M* entstanden sind, enthält jenes Quartett nur noch für den Aufbau des Mitteldarmes bestimmte, also ausschließlich entodermale Elemente. Während nun dasselbe Quartett bei gewissen Anneliden als solches bis zur beginnenden Gastrulation verharrt, erleidet es bei anderen, und so auch bei *Capitella*, noch vor dem Beginne der Gastrulation 2 weitere Theilungen. Die eine dieser, also die 4., erfolgt leiotrop im 33-Zellenstadium (pag. 16, Fig. 28*a*) zur Bildung von $A_4 - C_4$, die andere, die 5., erfolgt dexiotrop im 74-Zellenstadium (pag. 30, Fig. 38) zur Bildung von $A_5 - D_5$. Die so entstandenen weitaus die Hauptmasse des Eies ausmachenden 11 Zellen (die fehlende 12. Zelle $D_4 = M$!) oder Entoblasten verhalten sich nun aber während der fortschreitenden Epibolie keineswegs inactiv, wie daraus hervorgeht, dass ihre Kerne in immer kleinere Portionen zerfallen, ein in immer höherem Grade maulbeerförmiges Ansehen annehmen und überdies immer näher an den ventralen Pol herabrücken. Zugleich erleiden die Entoblasten auch eine sehr auffällige Veränderung ihrer Lage: es wird nämlich, als ob ein seitlicher Druck sich geltend gemacht hätte, $A - C$ zwischen $B - D$ gedrängt, und die Folge ist das Verschwinden der bis dahin so charakteristisch ausgeprägten

Brechungslinie sowie die reihenförmige Anordnung der Entoblasten an Stelle der früheren (pag. 36, Fig. 44 und 45).

Gegen Ende des 2. Tages der Entwicklung, kurz vor dem Schlusse des Blastoporus, finden sich an Stelle der großen maulbeerförmigen Entoblastenkerne (Fig. 45—48 *E.B.K*) Gruppen kleinerer glatter Kerne, die allem Anscheine nach durch Zerfall jener, also amitotisch, zu Stande gekommen sind (vergl. pag. 40, Fig. 49—52 *E.M.K*). Ich habe mich im ersten Theil über das Für und Wider dieser einzigen im Verlaufe der gesammten Entwicklung auftretenden amitotischen Theilung bereits ausgesprochen und verweise daher auf jene Stelle (vergl. pag. 40 und 41).

Da diese Zerfallproducte der Entoblastenkerne nicht etwa direct zu den Kernen des künftigen Mitteldarmepithels werden, sondern vorher noch (karyokinetische) Theilungen und mannigfache Umwandlungen erfahren, so habe ich sie als Entoderm-Mutterkerne (*E.M.K*) bezeichnet.

Am Anfange des 3. Tages, und zwar gleichzeitig mit dem Schlusse des Blastoporus, rücken nun diese so zu Stande gekommenen freien Entoderm-Mutterkerne in die Tiefe, und um sie herum bilden sich Zellgrenzen, nämlich die der Entoderm-Mutterzellen (vergl. pag. 41, Fig. 53*a*). Diese wiederum unterliegen unter gleichzeitiger Ausbildung einer Urdarmhöhle karyokinetischer Theilung, und die Producte dieser Theilung, nämlich die künftigen, allerdings noch erheblichen weiteren Modificationen unterworfenen Entodermzellen, bilden nun ein die intralecithale Urdarmhöhle ziemlich regelmäßig begrenzendes Epithel (vergl. pag. 41, Fig. 54*b* und Fig. 55 — Fig. 55*b*).

Im Verlaufe des 4. Tages fahren die den Urdarm begrenzenden Entodermzellen fort, sich lebhaft karyokinetisch zu vermehren, wobei sie immer mehr an Volum abnehmen. Zugleich werden ihre Kerne unregelmäßig vieleckig und für Farbstoffe überaus empfänglich (vergl. pag. 51, Fig. 58*a* und Fig. 60 *E.Z*).

Dieser eine so beträchtliche Ausbildung erlangende und auch vorübergehend durch das Prostoma nach außen mündende Urdarm wird nun aber bei *Capitella* nicht etwa direct zum Mitteldarme, sondern die Processe, die zur definitiven Bildung dieses Organs führen, erstrecken sich noch auf die ganze Dauer der embryonalen Entwicklung. Das Urdarmepithel wird nämlich schon 1 Tag nach seiner Bildung wieder vollkommen aufgelöst, und mit ihm schwindet natürlich auch die Urdarmhöhle.

Am 5. Tage finden sich daher annähernd in derselben Anordnung wie das frühere Epithel allein noch die Kerne (vergl. pag. 56, Fig. 66 *E.K*). Die meisten dieser noch unregelmäßiger und in noch höherem Grade chromophil gewordenen Kerne liegen nackt zwischen den Dotterkügelchen, einzelne dagegen lassen in ihrem Bereiche verzweigte Protoplasma-Ansammlungen erkennen, nämlich die an Stelle der aufgelösten Urdarmzellen tretenden amöboiden Entodermzellen (Fig. 68—68*b* und Fig. 70—71*a E.Z*). Es ist bezeichnend, dass mit dieser Neuanordnung der Entodermzellen die Verflüssigung eines großen Theiles der Dotterkörper einhergeht; denn wie die Dotterelemente leichter in die Gewebszellen der Organanlagen einzudringen vermögen (vergl. pag. 56), so können sich auch in Folge jener Verflüssigung die betreffenden Plasmamassen leichter neu zu Entodermzellen anordnen.

Am 7. Tage erscheinen bereits nahezu alle Kerne von den eben erwähnten verzweigten Protoplasma-Ansammlungen umgeben. Zugleich haben sich zwischen den Zweigen dieser Ansammlungen vielfache Anastomosen gebildet, so dass in diesem Stadium die für den Aufbau des künftigen Mitteldarmepithels bestimmten Entodermzellen ein Gerüstwerk bilden, durch welches (in allerdings unvollkommener Weise) Dotterportionen abgekapselt werden (vergl. pag. 64, Fig. 78, 83, 84 *E.Z*). Auch die Kerne beginnen eine bemerkenswerthe Umwandlung zu erfahren: sie nehmen nämlich an Stelle der unregelmäßig vieleckigen eine mehr rundliche Form an, und ihre Verwandtschaft zu Farbstoffen erscheint bedeutend verringert. Diese Metamorphose der Entodermkerne ist wahrscheinlich mit einer nochmaligen, und zwar letzten Theilung verbunden (Fig. 89 *E.Z*). Gleichzeitig beginnt sich auch inmitten des das Soma durchsetzenden Dotters eine Höhle zu bilden, nämlich die definitive (secundäre) Darmhöhle, welche zunächst eine epithellose Spalte repräsentirt (vergl. pag. 64, Fig. 82—84 *D.H*).

Sehr bemerkenswerth ist, dass da, wo die Ausläufer der verzweigten Entodermzellen an das Ectoderm, resp. an die zwischen Ectoderm und Dotter verlaufenden Larvenmuskeln stoßen, sich eine innige Verbindung der beiderlei Elemente zu erkennen giebt (vergl. pag. 64, Fig. 88 *E.Z*). Und diese Tendenz zur Verschmelzung macht sich später auch dem allmählich zwischen Ecto- und Entoderm sich einschiebenden Mesoderm gegenüber geltend. So zeigt uns Fig. 92 Ausläufer von Entodermzellen mit der

inneren Zellenlage des (noch soliden) Somits, also mit der künftigen Splanchnopleura, aufs innigste verschmolzen.

Ich habe seiner Zeit bei Untersuchung der erwachsenen Capitelliden die Darmzellen und Darmmuskeln in so innigem Zusammenhange gefunden (Eisig 87 pag. 173 und 432), dass mir da ein Fall von Epithelmuskel-Bildung vorzuliegen schien. Der eben mitgetheilten embryologischen Erfahrung gemäß ziehe ich natürlich jene Vermuthung zurück, indem eben diese Verbindung von Muskel und Darmzelle sich als eine secundär zu Stande kommende erwiesen hat.

Am 9./10. Tage der Entwicklung lässt der nun in das Pygidium hineinragende Mitteldarm bereits ein geräumiges, ziemlich scharf begrenztes Lumen, und da, wo Somithöhlen zur Ausbildung gelangt sind, auch eine Splanchnopleura erkennen. Das Fachwerk der die Dotterkügelchen einschließenden Entodermzellen ist zugleich immer enger geworden, so dass das Darmlumen stellenweise bereits von den künftigen Epithelzellen begrenzt erscheint (vergl. pag. 72, Fig. 99*a*, 100 und 100*f*). Sehr bemerkenswerth ist, dass sich in diesem Stadium der Mitteldarm noch weit über den Mund hinaus in die Kopfregion hinein erstreckt. Es tritt also hier vorübergehend ein ähnliches vorderes, dorsales, über dem Gehirn gelegenes Darmdivertikel auf (vergl. pag. 72, Fig. 98), wie es bei Turbellarien zeitlebens angetroffen wird.

Am 11./12. Tage, also um die Zeit des Ausschlüpfens der Embryonen, wird, im Zusammenhange mit der Streckung des Oesophagus, dieses Darmdivertikel in der Regel (zuweilen auch erst während des frühen Larvenlebens) zurückgezogen und bildet fortan einen Theil der dorsalen Darmwand (Fig. 102 *M.D*). Gleichzeitig erfolgt der Durchbruch des Oesophagus in den Magendarm sowie die Bildung des Afters (Fig. 102 *Ar*). Die Entodermzellen sind inzwischen unter Verdrängung, resp. Assimilirung der Dotterkügelchen noch näher zusammengerückt, und zahlreiche, gelbe, in Alkohol unlösliche Körnchen, ähnlich denen, die ich von der erwachsenen Form als Producte einer im Darm sich abspielenden excretorischen Thätigkeit beschrieben habe (87 pag. 257), lassen sich in denselben erkennen (Fig. 105 und 105*a* *E.Z*).

Bei 1—3 Tage alten Larven bietet der das Pygidium einnehmende Endtheil des Magendarmes eine auffallende Modification dar; dieser Theil erscheint nämlich blasenförmig erweitert (Fig. 108), eine Modification übrigens, die sich bald wieder ausgleicht. In diesem

Stadium erfolgt auch bereits die Einwanderung des für den *Capitella*-Darm so charakteristischen Schmarotzers, nämlich der ankerförmigen Gregarine.

Bei 4—5 Tage alten Larven bilden die Entodermzellen bereits ein ziemlich regelmäßiges Epithel, in dessen Zellen sich nur noch vereinzelte Dotterkügelchen nachweisen lassen (Fig. 112*b*), und bei 6—7 Tage alten ist auch eine kräftige Cuticula zur Ausbildung gekommen (Fig. 119 *M.D*). Hiermit ist die Ausbildung des Darmes vollendet, er ist functionsfähig, wie sich daraus ergiebt, dass vom nächsten Tage an Nahrungsbestandtheile in ihm angetroffen werden.

Dem Vorhergehenden zufolge können wir in der Mitteldarmgenese von *Capitella* folgende 6 Stadien unterscheiden:

1) Bildung der 11 Entoblasten durch die Makromeren *A*, *B*, *C*, *D*, durch das Quartett ihrer 4. Theilung (minus $D4 = M$) $A4$, $B4$, $C4$, und durch das Quartett ihrer 5. Theilung $A5$, $B5$, $C5$, $D5$.

2) Amitotischer Zerfall der an den ventralen Pol gerückten Entoblastenkerne und Einwanderung ihrer Zerfallsproducte, nämlich der freien Entoderm-Mutterkerne, in den Dotter.

3) Bildung der Entoderm-Mutterzellen und Gruppirung derselben zum Urdarm-Epithel.

4) Auflösung dieses Urdarm-Epithels und Ansammlung verzweigter Protoplasmamassen um die frei gewordenen Kerne als Einleitung zur definitiven Entodermzellen-Bildung.

5) Anastomosiren der protoplasmatischen Fortsätze dieser in Bildung begriffenen amöboiden Entodermzellen unter Abkapselung des Dotters und Entstehung der secundären Darmhöhle als centraler, das Soma durchsetzender Spalt.

6) Umwandlung der verzweigten Entodermzellen in reguläre Darmepithelzellen unter Assimilirung der noch übrigen Dotterkörperchen sowie Durchbruch des Oesophagus und des Afters.

Aus der im Vorhergehenden recapitulirten Darmentwicklung geht hervor, dass *Capitella* einst (ähnlich wie heute noch wahrscheinlich die anderen, der Brutpflege ermangelnden Genera der Familie) ein typisches Gastrulastadium durchlief, und dass der in diesem Stadium gebildete Urdarm sich auch einst direct in den Mitteldarm umwandelte. Abgesehen von der vorübergehenden Bildung eines solchen sogar in einzelnen Fällen noch durch das Prostoma nach außen mündenden Urdarms, spricht

hierfür auch die frühe Ausbildung des Stomodäums, sowie das frühe Auftreten eines alsbald wieder der Rückbildung anheimfallenden Proctodäums.

Was hat nun aber die typische Entwicklung dermaßen gestört und zu einem so complicirten Modus der Darmentwicklung Veranlassung gegeben? Es genügt, einen Blick auf das *Capitella*-Ei im Vergleiche zu den Eiern der anderen Gattungen zu werfen (Eisig 87 Taf. 1), um sich davon zu überzeugen, dass das erstere um ein Vielfaches die letzteren an Volum übertrifft. Und es ist denn auch die Ausbildung eines so colossalen Dotters, sowie die Ausbildung der damit einhergegangenen Brutpflege, die uns den Schlüssel zum Verständnisse dieses, an sich betrachtet, durchaus unverständlichen Entwicklungsmodus bietet.

Der kraft der Vererbung noch zur vollen Ausbildung gelangende Urdarm kommt nämlich mitten in den Dotter zu liegen (intralecithaler Urdarm), und um diesen Dotter bewältigen zu können, wird eben das Urdarmepithel kurz nach seiner Ausbildung wieder aufgelöst. Im Bereiche der nackten Kerne ordnet sich dann das Zellmaterial in Form nackter, verzweigter Plasmamassen neu an, das heißt, an Stelle epithelial neben einander gereihter treten nun im Dotter zerstreute amöboide Zellen. Die Fortsätze dieser begegnen sich, kapseln dadurch Dotterportionen ab, das so geschaffene Fachwerk wird immer enger, es rücken die Entodermzellen unter fortschreitender Assimilation der Dotterkörper sowie gleichzeitiger Ausbildung der secundären, definitiven Darmhöhle immer näher an einander, bis sie schließlich wieder ein geschlossenes Epithel, nämlich das definitive Mitteldarmepithel bilden.

Vergleich mit anderen Anneliden. Anlage des Mitteldarms aus 11 Zellen bei verschiedenen Anneliden und Mollusken. Chätopoden mit ähnlich complicirter Mitteldarmbildung wie Capitella: Nereis nach v. Wistinghausen. Der bei ihr vorübergehend auftretende Urdarm wahrscheinlich übersehen. Rhynchelmis nach Vejdovský. Auch hier ein vorübergehend auftretender Urdarm wahrscheinlich. Hirudineen mit ähnlicher Mitteldarmbildung: Clepsine nach Whitman. Auch hier die Frage, ob eine vorübergehende Urdarmbildung. Whitman's Vergleiche mit Arthropoden. Seine Erörterung der sog. freien Kerne.

Es wurde schon im Vorhergehenden erwähnt, dass das Makromeren-Quartett A — D entweder bis zur Vollendung der Epibolie

ungetheilt als solches verharrt, wie z. B. bei *Nereis*, oder aber, dass es vorher noch zwei Theilungen erfährt, durch welche $A4 - C4$ ($D4 = M$ oder 2. Somatoblast) und $A5 - D5$ gebildet werden, so dass die Anlage des Mesenterons bei Beginn der Gastrulation aus 11 Zellen besteht, Zellen, die ich als Entoblasten bezeichnet habe. Der letztere Modus wurde durch Wilson (92 pag. 458) für *Polymnia*, *Aricia* und wahrscheinlich auch für *Spio*, ferner durch Mead (94 pag. 467) für *Amphitrite* und endlich durch mich für *Capitella* nachgewiesen. Es ist nun sicher von hohem Interesse, dass, wie ich gleich hier zur Sprache bringen will, dieser Modus der Entodermanlage in durchaus identischer Weise auch bei Mollusken beobachtet worden ist. So sagt Heymons (93 pag. 270): »Die Theilungen der vier zuerst gebildeten Furchungszellen *A*, *B*, *C*, *D* sind, so weit ich sie verfolgen konnte, bei *Umbrella* durchaus regelmäßig verlaufen. Bei den ersten drei Theilungen geben dieselben 12 kleineren Zellen den Ursprung, die wir desshalb als Mikromeren bezeichnet haben, und die die Anlage des Ectoderms repräsentiren. Bei der vierten Theilung entstehen vier sehr viel größere Zellen: die drei secundären Darmzellen A' B' C' [$= A4 - C4$] und die Urzelle des Mesoderms D' oder *M*. Auch bei der fünften Theilung entstehen wieder vier größere Zellen [$= A5 - D5$], die als Entodermzellen aufzufassen sind.«

Und eben dieselben 11 Zellen treten auch nach Conklin (97 pag. 153) bei *Crepidula* auf, nur dass dieser Autor, im Gegensatze zu Heymons, auch noch Zellen anderer Herkunft am Aufbau des Mesenterons sich betheiligen lässt.

Für die im vorhergehenden Capitel im Zusammenhange dargestellte, überaus complicirte Mitteldarmentwicklung von *Capitella*, welche wir als Folge der Ausbildung eines colossalen Nahrungsdotters, resp. der Brutpflege zu verstehen suchten, fehlt es im Kreise der bis jetzt daraufhin untersuchten Polychäten, wie aus den betreffenden Angaben v. Wistinghausen's über *Nereis*, eine ebenfalls durch ein sehr dotterreiches Ei ausgezeichnete Annelide, hervorgeht, nicht an vergleichbaren Fällen. Nach diesem Autor (91 pag. 64) scheidet sich, kurz bevor die Epibolie vollendet ist, das Protoplasma von den Dottermassen der 4 Makromeren und sammelt sich nebst den 4 Kernen am vegetativen Pole zu den 4 Urentodermzellen. Sodann, nach Vollendung der Epibolie, zerfallen die inzwischen maulbeerförmig gewordenen Kerne, allem Anscheine nach amitotisch, in mehrere kleinere, die, ohne zunächst durch Zellgrenzen von

einander geschieden zu sein, im Protoplasma zerstreut liegen. Nachdem sie sich mehr und mehr von einander entfernt haben, und deutliche Zellgrenzen zwischen ihnen aufgetreten sind, rücken sie vom Blastoporus gleich amöboiden Zellen auf dem Nahrungsdotter längs den Theilungsfurchen und dringen, diesen entlang, zwischen die Makromeren. Bei der Wanderung haben sie einen ovalen Kern, fein gestreiftes Protoplasma und verästelte, pseudopodienartige, zwischen die Dotterkugeln sich erstreckende Fortsätze erlangt. Mit fortschreitender Entwicklung sammeln sie sich mehr und mehr in den 4 Theilungsfurchen an und bilden schließlich eine zusammenhängende Zelllage.

Also, wie bei *Capitella*, so sammeln sich auch bei *Nereis* zunächst die Kerne ventral an, zerfallen wahrscheinlich amitotisch, werden unter Entfernung von einander von Zellgrenzen umgeben, um sodann als amöboide Zellen sich im Dotter zu vertheilen. Dass nämlich auch bei *Nereis* die amöboiden Entodermzellen nicht bloß zwischen die Makromeren eindringen, geht aus folgendem Satze v. Wistinghausen's (91 pag. 66) hervor: »Außer den oben beschriebenen, in den Theilungsfurchen wandernden Entodermzellen findet man auch hier und da in den Dottermassen Kerne, die auch oft Theilungsfiguren zeigen. Welche Bedeutung diese Kerne haben, ist mir unbekannt.« Nun, die Bedeutung dieser Kerne kann kaum zweifelhaft sein: es sind Entodermkerne gleich den übrigen.

Eine Entodermbildung, wie sie v. Wistinghausen von *Nereis* geschildert hat, ist, an sich betrachtet, durchaus unverständlich; sie wird das aber mit einem Schlage, wenn wir das fehlende (von mir bei *Capitella* nachgewiesene) Glied einreihen, nämlich die Urdarmbildung. Denn in Anbetracht der im Übrigen waltenden Übereinstimmung kann es gar nicht zweifelhaft sein, dass auch *Nereis* früher eine reguläre Gastrulation durchlief, und dass sich der directen Umwandlung des Urdarmes in den definitiven Darm die voluminösen Dottermassen in den Weg stellten. Künftige Beobachter werden zu entscheiden haben, ob die bisherigen Bearbeiter das vorübergehende Auftreten dieses Urdarmes bei *Nereis* übersehen haben, oder ob bei dieser Form, im Gegensatze zu *Capitella*, die Urdarm-Recapitulation ganz verwischt ist, was ich sehr bezweifle.

Eine ähnliche stark modificirte Entwicklung des Mitteldarmes findet sich auch, wie aus dem nachfolgenden Passus aus Vejdovský's Schilderung der Entwicklung von *Rhynchelmis* hervorgeht, bei Oligochäten.

Genannter Autor sagt (88—92 pag. 309): »Den Ausgangspunkt zur Bildung des Hypoblastes von *Rhynchelmis* bilden die ersten 4 Mikromeren. . . . Erst später vermehren sich dieselben . . . da sie einen continuirlichen, lumenlosen Strang vorstellen. Die peripheren Hypoblastzellen sind etwas kleiner, fast epithelartig angeordnet, und nachdem sich ihr ursprünglich dotterartiger Inhalt zu einem feinkörnigen Plasma modificirt hat, nehmen sie eine amöbenförmige Gestalt an. Von nun an finden auch im Innern des Hypoblastes Differenzirungsprocesse statt, die zur Bildung eines Darmlumens führen. Sowohl die peripheren als die innerhalb der Dottermasse entstandenen plasmatischen Zellen wandern an die Peripherie dieses Lumens und ordnen sich epithelartig an.«

Allem Anscheine nach ist das, was Vejdovský als peripheren Hypoblast bezeichnet, dessen Zellen später amöboid werden und in den Dotter wandern, ein vorübergehend auftretendes Urdarmepithel, und die Modification der Darmbildung ist auch hier lediglich auf die Ansammlung großer Dottermassen zurückzuführen. Dass bei *Rhynchelmis* das vorübergehend auftretende Urdarmepithel peripher um den Dotter, bei *Capitella* dagegen central in den Dotter zu liegen kommt, ist ein Unterschied von keinerlei principieller Bedeutung.

Die interessanteste Parallele zu der hier erläuterten Mitteldarmbildung findet sich aber in der Gruppe der Hirudineen.

Ich wähle zum Vergleiche eine der genauesten Darstellungen nämlich die Whitman's über *Clepsine* (78 pag. 271—72 und pag. 280—82, sowie 87 pag. 113—138), eine Darstellung, deren Richtigkeit zwar zunächst von weniger erfolgreichen Beobachtern genau so angezweifelt worden war, wie desselben Autors folgenschwere Entdeckung der Teloblasten und Zellreihen der Keimstreifen, nachträglich aber eben so wie letztere ihre Bestätigung fand.

Zur Zeit, wenn sich bei *Clepsine* die Keimstreifen zu bilden beginnen, erscheinen nach Whitman (78 pag. 271) an der Oberfläche der entodermalen Blastomeren *a*, *b*, *c* eine Anzahl freier Kerne. Diese vermehren sich rasch und bedecken bald die ganze äußere Fläche der Blastomeren. Von der Herkunft dieser Kerne konnte Whitman schon in seiner eben citirten, ersten Abhandlung den Nachweis erbringen, dass sie von den ursprünglich central gelegenen Blastomerenkernen abstammen, indem letztere aus den Centren der Blastomeren nach deren Peripherie wandern. Und in Bezug auf

ihr Schicksal konnte er ebenda, trotzdem ihm die Verbindungsglieder noch nicht zu Gesicht gekommen waren, ihre Identität mit dem künftigen Mitteldarmepithel als überaus wahrscheinlich vertreten. In seiner zweiten Abhandlung sodann, wo er (87 pag. 135) die freien Kerne oder diese nebst den sie umgebenden Protoplasmamassen als Entoplasten bezeichnet, hat er die Umwandlung letzterer in dies definitive Darmepithel Schritt für Schritt verfolgt. Sie verwandeln sich nämlich zunächst in flache Epithelzellen, aus welchen schließlich das definitive Darmepithel hervorgeht.

Dass die im Vorhergehenden kurz wiedergegebene Mitteldarmentwicklung in ihren Hauptpunkten mit der von *Capitella* vielfach Übereinstimmendes aufweist, ist unverkennbar. In beiden Fällen nämlich rücken die Makromerenkerne an den ventralen Pol, vermehren sich und wandern, nachdem sie sich zu amöboiden Zellen ergänzt, in den Dotter, um schließlich das definitive Darmepithel zu bilden. Nur das Eine, aber wichtigste, weil den ganzen sonst unverständlichen Vorgang erklärende Glied fehlt in Whitman's Darstellung, nämlich die Bildung des ephemeren Urdarmes, und es entsteht daher für *Clepsine* dieselbe Frage wie für *Nereis* und *Rhynchelmis*, nämlich die, ob die vorübergehende Urdarmbildung vom Beobachter bloß übersehen wurde, oder aber, ob dieselbe überhaupt nicht mehr recapitulirt wird, in welchem Falle dann allerdings die aus den Makromerenkernen (unseren Entoblasten) hervorgegangenen freien Kerne sich nach Ergänzung zu amöboiden Zellen direct im Dotter zu dessen Bewältigung zerstreuen würden, so wie es Whitman beschrieben hat.

Noch sei erwähnt, dass Whitman, nachdem er bei *Clepsine* die Continuität zwischen Makromerenkernen, freien Dotterkernen (amöboiden Darmzellen) und Darm-Epithelzellen erkannt hatte, auch auf die Vergleichbarkeit dieser Darmbildung mit ähnlichen Vorgängen bei Arthropoden hinwies, und dass er speciell die in der Litteratur über die verschiedensten Thiergruppen aufgetauchte Frage nach der Bedeutung der freien Kerne von der von ihm gewonnenen Einsicht aus ausführlich erörtert hat (78 pag. 282—286).

Vergleich mit anderen Thiergruppen. Vergleich der Mitteldarmbildung von Capitella mit der von Arthropoden. Darmbildung bei Palaemon nach Bobretzky. Grofse Übereinstimmung. In beiden Fällen der complicirte, ähnlich verlaufende Process auf der Ver-

mehrung des Nahrungsdotters beruhend. Die Schritte dieses Processes im Kreise der Arthropoden vorzüglich ontogenetisch demonstrirt. Einheit von Dotterzellen, Vitellophagen und amöboid gewordenen Zellen des Urdarmepithels. Entsprechende Auffassung von Heymons. Die Dotterzellen der Insecten. Die Ursache der Ausschaltung der Dotterzellen vom Mitteldarm, sowie ihrer Substitution durch Elemente des Stomo- und Proctodäums: es ist das Übermafs der Dotteranhäufung und der in Folge dessen immer complicirter gewordene Modus der Darmbildung, oder das Bedürfnis, rascher den Mitteldarm herzustellen. Dotterzellen (Merocyten) der Vertebraten.

Processe ähnlich denjenigen, wie sie im Vorhergehenden für die Mitteldarmbildung von *Capitella* beschrieben wurden, sind schon lange hauptsächlich im Kreise der in so vielen Fällen ebenfalls durch den Besitz eines reichlichen Nahrungsdotters ausgezeichneten Arthropoden beobachtet worden.

Ich greife aus der überreichen Litteratur nur Einen Fall heraus, weil derselbe, Dank seiner großen Übereinstimmung mit unserer Annelide, allein schon hinreicht, um auch die betreffende Übereinstimmung in den beiderseitigen Gruppen darzuthun. Es handelt sich um die Darmbildung bei *Palaemon* nach Bobretzky.

Dem Referate, resp. der Interpretation Korschelt & Heider's (92 pag. 334) zufolge, entsteht bei *Palaemon* ein typischer Urdarm, dessen Epithel sich wieder auflöst. Die aus diesem aufgelösten Epithel hervorgehenden Entodermzellen dringen sodann in den Dotter ein, durchsetzen denselben nach Art von Wanderzellen und vermehren sich daselbst. Jede dieser Entodermzellen nimmt die sie umgebende Nahrungsdotterpartie amöbenartig in sich auf und formirt dieselbe zu einem rundlichen Ballen, so dass der ganze Nahrungsdotter in rundliche Dotterballen zerfällt (sog. Dotterfurchung). Später treten die Plasmaantheile mit den Kernen an die Oberfläche des Nahrungsdotters und ordnen sich daselbst zu einem Epithel an, welches die Wand des Mitteldarmes darstellt. Ein Theil der Entodermzellen scheint jedoch an der Bildung des Mitteldarmepithels keinen Antheil zu nehmen, sondern im Dotter zu verbleiben und mit diesem der Resorption zu verfallen.

Man sieht, dass, abgesehen von letzteren im Dotter zurückbleibenden Zellen (welche Korschelt & Heider gewiss mit Recht als den sog. Vitellophagen von *Mysis* vergleichbar erachten), in allen wesentlichen Punkten bei der auf einem so auffallenden Umwege vor sich gehenden Mitteldarmbildung von *Palae-*

mon und *Capitella* Übereinstimmung herrscht; denn in beiden Fällen wird ein Urdarm gebildet, und das Epithel dieses Urdarmes wieder aufgelöst, und in beiden Fällen wandern die aus diesen Epithelzellen hervorgehenden amöboiden Entodermzellen in den Dotter, kapseln denselben portionenweise ab und werden schließlich, nachdem der Dotter mehr oder weniger resorbirt ist, zum definitiven Darmepithel.

Es erhellt hieraus, wie ein relativ so einfacher Factor, wie die Vermehrung des Nahrungsdotters, bei systematisch weit von einander abstehenden Thierformen zu durchaus ähnlichen, complicirten Modificationen der Entwicklung führen kann.

Kein Thierkreis ist geeigneter, uns die Stadien, welche die Mitteldarmbildung in Folge dieser Nahrungsdottervermehrung durchlaufen hat, ontogenetisch vor Augen zu führen, als der der Arthropoden.

Man kennt Fälle, wo sich der Urdarm direct in den definitiven Darm umwandelt; ferner solche, wo er aufgelöst wird, und die amöboid gewordenen Zellen erst nach Bewältigung des Dotters sich zum Darmepithel anordnen; sodann solche, wo nur ein Theil des Urdarmepithels oder der ursprünglichen Entodermanlage mehr oder weniger direct zum Darmepithel wird, ein anderer Theil dagegen zur Resorption des Dotters als amöboide Zellen (Vitellophagen oder Dotterzellen) im Dotter zurückbleibt, ohne am Aufbau des Darmepithels directen Antheil zu nehmen; und endlich auch solche, wo diese Dotterzellen in ihrer Gesammtheit von der Mitteldarmbildung ausgeschlossen bleiben, indem letztere vom Stomo- und Proctodäum aus erfolgt. Wer von dieser hier nur unvollständig angedeuteten Reihe auch nur flüchtig Kenntnis nimmt (wozu das treffliche Handbuch von Korschelt & Heider eine sehr gute Gelegenheit bietet), dem muss es schwer verständlich erscheinen, wie über die sog. Dotterzellen der Arthropoden überhaupt noch Meinungsverschiedenheiten bestehen können. Denn es erscheint zwingend klar, dass diese Zellen, selbst in jenen extremen Fällen, wo sie jede directe Beziehung zum Mitteldarme verloren haben, eins sind mit den sog. Vitellophagen, also mit den amöboid gewordenen Zellen des Urdarmepithels oder der seine Stelle einnehmenden Entodermanlage.

Und dieser unabweisbaren Folgerung hat denn auch Ein Autor, dem wir eine Reihe neuerer sehr interessanter Ar-

beiten über Insectenentwicklung verdanken, kürzlich einen allerdings noch vorsichtig gehaltenen Ausdruck verliehen. Nachdem nämlich Heymons, im Einklange mit Angaben einzelner früherer Autoren, den Nachweis geführt hat, dass der Mitteldarm der pterygoten Insecten durch Auswachsen zweier vom Stomodäum und Proctodäum ausgehender Zellenschichten gebildet wird, also ectodermaler Natur ist, sagt er von den Dotterzellen (95 pag. 125): »Nach den über die Entwicklung der letzteren [nämlich der Apterygoten und Myriopoden] bis jetzt vorliegenden spärlichen Mittheilungen hat sich ergeben, dass die Dotterzellen thatsächlich zum definitiven Mitteldarmepithel werden, und dass dann also nichts im Wege steht, diese Zellen nun auch als Entoderm aufzufassen . . . Letzteres könnte die Vermuthung nahe legen, dass auch bei den Insecten die Dotterzellen ursprünglich noch den Mitteldarm gebildet haben. Man würde sich vorzustellen haben, dass die assimilirende Thätigkeit der Dotterzellen sodann im Laufe der Zeit nur mehr auf die larvale, resp. embryonale Entwicklungsperiode sich beschränkt habe, und dass damit nach und nach eine allmähliche Verdrängung des ursprünglichen Darmepithels durch vom Vorder- und Enddarm auswachsende Epithelplatten vor sich gegangen.«

Mir scheint, dass dieser Schluss, wie schon erwähnt, auch schon allein durch den Vergleich der Darmbildung bei den verschiedenen Arthropoden-Gruppen sich zwingend aufdrängen musste; denn wenn bei den meisten Arthropoden der Mitteldarm aus den Dotterzellen, resp. aus diesen genetisch adäquaten Zellen entsteht, so können auch die Dotterzellen der Insecten ursprünglich keine andere Bedeutung gehabt haben, wozu noch kommt, dass es ja a priori schon keinem Zweifel unterliegen kann, dass die Mitteldarmbildung vom Stomo- und Proctodäum aus als ein secundär erworbener Modus zu betrachten sei. Kürzlich hat denn auch Heymons von einem Insect die ursprüngliche Mitteldarmbildung nachweisen können. Er sagt in seiner Entwicklungsgeschichte von *Lepisma* (97 pag. 617): »Bei höheren Insecten geht, wie ich früher nachgewiesen habe, das Entoderm (Dotterzellen) in den meisten Fällen vollständig zu Grunde. Der Mitteldarm wird bei Orthopteren, Dermapteren und voraussichtlich noch bei zahlreichen anderen Insectengruppen durch Neubildungen hergestellt, die von den Ectodermschichten des Stomodäum und des Proctodäum sich abzweigen. *Lepisma* ließ von einer solchen ectodermalen Einwucherung nichts erkennen und schließt sich somit offenbar in dieser wichtigen

Beziehung noch an die Myriopoden, resp. an andere apterygote Insecten an, bei denen voraussichtlich wenigstens zum großen Theil der Mitteldarm ebenfalls von den Dotterzellen gebildet wird.«

Die Frage kann demnach nur sein, wie es gekommen sein mag, dass, nachdem das Entoderm mit immer größeren Mengen Nahrungsdotter ausgerüstet war, und die Mitteldarmbildung sich in Folge dessen zu einem immer complicirteren Vorgange gestaltet hatte, wieder eine entgegengesetzte Entwicklungsrichtung zur Geltung kam, eine Richtung, welche zunächst wohl nur die Theilnahme des Entoderms resp. der Dotterzellen) einschränkte, indem Theile des Mitteldarmes vom Stomo- sowie Proctodäum geliefert wurden, welche schließlich aber zu jenen extremen, bei den pterygoten Insecten verwirklichten Zuständen führten, wo die Dotterzellen gar keinen directen Antheil mehr an der Mitteldarmbildung nehmen, dieser dagegen ganz und gar vom Vorder- und Hinterdarm, also vom Ectoderm geliefert werden soll.

Und über die Antwort, scheint mir, kann man wohl kaum im Zweifel bleiben: es ist gerade das Übermaß der Dotteranhäufung und die in Folge dessen immer mehr gesteigerte Complication der Mitteldarmbildung, in welchen wir den Anstoß zur fraglichen Substitution zu suchen haben werden.

Bei *Capitella* fand sich, dass schon am 3. Tage der Entwicklung ein regelrechter Urdarm gebildet ist, der für den Fall, dass kein so reichlicher Nahrungsdotter, resp. keine Brutpflege vorhanden wäre, ohne Weiteres (wie bei so vielen des Nahrungsdotters entbehrenden Thieren) zu functioniren vermöchte, dass aber dieser Urdarm wieder aufgelöst wird, damit seine Elemente individuell den Dotter bewältigen können, und dass letztere erst hierauf wieder zur Bildung des definitiven Darmepithels zusammentreten. Dieser Process erstreckt sich aber vom 4. Entwicklungstage bis zum Ausschlüpfen der Embryonen, ja sogar noch bis in die frühe Larvenperiode, nimmt also wenigstens 14 Tage in Anspruch. Nun brauchen wir nur Eine, gewiss nicht weit hergeholte oder an sich unwahrscheinliche Voraussetzung zu machen, nämlich die, dass sich im Dasein eines solchen oder ähnlichen Thieres das Bedürfnis geltend macht, wieder rascher, das heißt mit Umgehung der durch die Dotterzellen geschaffenen Complication, zu einem Mitteldarme zu gelangen: was wird dann eintreten? Es wird

das fehlende Darmstück von den bereits gebildeten Darmtheilen, nämlich vom Stomodäum und Proctodäum aus ergänzt, das Entoderm wird durch ectodermale Elemente substituirt.

Es bietet übrigens dieser Fall ein geradezu überwältigendes Beispiel dafür, wie wir ohne stete Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte, und zwar der Ontogenie und Phylogenie, den schwierigen Problemen gegenüber vollständig im Dunkeln tappen würden; denn wie wollte man die ectodermale Entstehung des Mitteldarmes aus dem gegebenen einzelnen Falle oder vom vergleichend-anatomischen Standpunkte aus erklären? Lediglich durch die Ontogenie erfahren wir, dass wir einen secundären Vorgang, eine Substitution vor uns haben, und die Phylogenie zeigt uns die Wege, welche vom ursprünglichen, typischen Verlaufe zum modificirten, scheinbar ungesetzlichen geführt haben. Sache des Denkenden ist es aber, den die Modification verursachenden Factoren nachzuspüren.

Es läge nahe, hier nun auch noch auf die Dotterzellen oder Meroeyten der Vertebraten einzugehen; indessen, so nahe es läge, so weit würde es mich führen; viel zu weit über den Rahmen dieser Abhandlung hinaus. Ich beschränke mich daher auf Eins, nämlich Denjenigen, die sich mit dieser Frage bei den »höheren Thieren« eingehend beschäftigen, die Berücksichtigung der ähnlichen und in vieler Hinsicht klarer erkannten Verhältnisse der Arthropoden zu empfehlen, weil ich fest überzeugt bin, dass es wie bei diesen, so auch bei den Vertebraten in erster Linie der Nahrungsdotter ist, der den Schlüssel zur Lösung des fraglichen Problems abzugeben vermag. Diese Berücksichtigung dürfte sich um so mehr empfehlen, als ja vielleicht, wie Rabl und mit ihm verschiedene andere Forscher zu zeigen bestrebt waren, gewisse Vertebraten-Gruppen wiederholt einen Nahrungsdotter erworben und wieder verloren haben. Bedenkt man, zu welch tiefgreifenden Umwandlungen schon das einmalige Anwachsen sowie die einmalige Wiederausschaltung eines solchen Dotters nachweislich bei Arthropoden geführt hat, so muss man da, wo dieser Vorgang wiederholt auftrat, auf vielfach potenzirte, schwer entwirrbare Verwicklungen gefasst sein, Verwicklungen, für deren Auflösung aber stets der ursprüngliche Besitz eines Urdarmes und der erstmalige Erwerb eines Nahrungsdotters den Ausgangspunkt zu bilden haben werden.

2. Der Nebendarm.

Seine Entwicklung bei Capitella. Die stellenweise statthabende Communication zwischen Haupt- und Nebendarm beruht auf unvollständiger Abschnürung während der Ontogenese. Durch dieses Verhalten die Homologie von Nebendarm und Darmrinne noch evidenter. Kleinenberg's Vermuthung, dass sich der Nebendarm der Capitelliden in Form eines nach vorn wachsenden Divertikels bilde, unrichtig.

Entsprechend der langsamen Entwicklung des Hauptdarmes kommt auch der Nebendarm, als Product des ersteren, sehr spät zur Anlage. Erst bei 11—12 Tage alten, also zum Ausschlüpfen reifen Embryonen ließen sich seine Anfänge in Form einer im Beginne des Mitteldarmes median-ventral gelegenen Rinne nachweisen (vergl. pag. 76, Fig. 105*a* und 105*b*). Bei 6—7 Tage alten Larven sodann fand sich diese Rinne (deren Länge mittlerweile auf $^1/_4$ der Gesammtlänge der Larve angewachsen war) stellenweise bereits zu einem selbständigen Rohre vom Hauptdarme abgeschnürt (vergl. pag. 82, Fig. 116*a* *N.D*), und bei 8 Tage alten erschien endlich das Organ deutlich als ein dicht am Mitteldarme ventral-median verlaufender Canal, der vorn an der Grenze zwischen Oesophagus und Mitteldarm, hinten ungefähr am Anfang des letzten Körperdrittels in den Hauptdarm einmündet (vergl. pag. 84, Fig. 118 *N.D*). Aus lückenlosen Schnittserien aber hatte sich ergeben, dass der Nebendarm sowohl in diesen, als auch in späteren Stadien noch keineswegs durchgehends vom Hauptdarme abgeschnürt war, indem auf Stellen, wo er ein selbständiges Rohr bildete, solche folgten, wo sein Lumen noch mit dem Lumen des Hauptdarmes communicirte. Und dieser Befund ist dazu geeignet, auf ein ähnliches von mir (87 pag. 258) beschriebenes Verhalten der erwachsenen *Capitella* (sowie auch von *Heteromastus*) ein neues Licht zu werfen. Ich versuchte nämlich in jener Schrift die Thatsache, dass der Nebendarm stellenweise mit dem Hauptdarme communicirt, so zu erklären, dass die die beiden Canäle trennende Zwischenwand in Folge der mit der Präparation einhergehenden Manipulationen eingerissen war, eine Interpretation, die sich nun nach dem oben beschriebenen ganz ähnlichen Verhalten der Larven als unrichtig erweist. Dagegen muss nun constatirt werden, dass bei *Capitella* (und *Heteromastus*) der Nebendarm zeitlebens stellenweise gar nicht zur vollständigen Abschnürung gelangt, was die Homologie von Nebendarm und Darmrinne noch evidenter macht.

Über diese Homologie hatte ich mich in meiner Monographie (87 pag. 442) dahin geäußert: »Was nun die so auffällige Thatsache betrifft, dass der Nebendarm, der, wenigstens bei den Capitelliden, selbst heute noch eine nicht unbedeutende physiologische Rolle zu spielen scheint, lediglich in zwei von den zahlreichen Anneliden-familien bis jetzt nachgewiesen werden konnte, so gebe ich Folgendes zu bedenken: Stellt der Nebendarm ein Abschnürungsproduct der neuralen Darmrinne dar, wofür Alles spricht, dann fehlt auch denjenigen Anneliden, die eines Nebendarmes entbehren, die homologe Bildung nicht; wir haben nämlich bei diesen Anneliden die genannte Rinne als nicht zur Abspaltung gelangten Nebendarm zu betrachten. Dass die Selbständigkeit des letzteren Organs sehr verschiedene Grade erreichen kann, hat sich ja auch schon im Kreise der Capitelliden offenbart, indem bei einzelnen ihrer Gattungen Haupt- und Nebendarm weit von einander abgerückt, bei anderen dagegen innig mit einander verschmolzen erscheinen. Im letzteren Falle fanden wir die die beiden Canäle von einander trennende Scheidewand überdies so stark verdünnt, dass sie in Folge eines leichten Zuges schon einzureißen pflegte.«

Dieser so postulirten Homologie stand nun aber Eines im Wege, und zwar die Thatsache, dass die einzige, wenn auch nur nebenbei gemachte und ausdrücklich als nicht sicher hingestellte Angabe, die wir über die Entwicklung des Nebendarmes von Anneliden damals besaßen, sich mit einer solchen Genese durch Abspaltung vom Hauptdarme durchaus nicht in Einklang bringen ließ. Kleinenberg (86 pag. 222 Anmerkung) hatte nämlich hierüber folgende Angabe gemacht: »In der Entwicklung der meisten Anneliden erscheint keine Spur des Nebendarmes, ich fand ihn nur bei den Larven derjenigen Formen, die ihn auch im erwachsenen Zustande besitzen, nämlich bei Capitelliden und Euniciden. Bei einer Larve der letzteren hängt er als ziemlich kurze Schlinge unter dem Hauptdarm und mündet vorn und hinten in diesen. Die Capitelliden bilden frühzeitig ein Divertikel vom hintersten Theil des Archenterons, das nach vorn wächst. Ich glaube, dass dies die Anlage des Nebendarmes ist, bin dessen jedoch nicht ganz sicher.«

Gestützt auf meine an *Capitella* gewonnenen Ergebnisse glaube ich nun diesen von Kleinenberg vermutheten Entstehungsmodus des Nebendarmes in Form eines nach vorn wachsenden Divertikels als ausgeschlossen betrachten zu

dürfen, indem ich ja Schritt für Schritt die Abspaltung dieses Organs in Form einer ventral-median sich einbuchtenden Rinne nachzuweisen vermochte. Damit aber hat die zunächst lediglich auf vergleichend anatomische Befunde gestützte Homologie zwischen Darmrinne und Nebendarm auch durch die Entwicklungsgeschichte ihre Bestätigung erfahren.

Auf den Vergleich des Nebendarmes mit sei es homologen, sei es analogen Bildungen bei Formen aus anderen Thiergruppen gedenke ich an diesem Orte nicht einzugehen, weil ich vor der Inangriffnahme dieser embryologischen Studien schon eine dahin zielende Arbeit begonnen, aber wegen der sich dabei störend erwiesenen Unkenntnis der Entwicklungsgeschichte des Organs wieder fallen gelassen hatte, und weil ich beabsichtige, seiner Zeit diese Arbeit wieder aufzunehmen.

III. Der Mesoblast.

1. Die Entwicklung des Mesoblasts bei *Capitella*.

Doppelter Ursprung des Mesoblasts. Der Cölomesoblast. Bildung der Cölóteloblasten. Einschluss derselben. Ihre erste Theilung. Ihre unsymmetrische Lage. Ihr Anwachsen zu Zellsträngen. Schein ectodermaler Entstehung. Umwandlung der Teloblasten. Verschmelzung von Cölomesoblast und Gehirn. Zerfall der Stränge in Somite. Metamerer Zerfall der Stränge im Soma. Multiple Somite im Mundsegment. Die cerebro-parietalen Muskeln und Rüsselretractoren Producte letzterer. Ausbildung der Cölomhöhlen. Verschmelzung von amöboiden Zellen des Darmes mit solchen der Splanchnopleura. Scheinbare Epithelmuskelzellen. Entwicklung der Dissepimente und der Stammesmuskulatur. Ausbildung der Rüsselretractoren und Anlage der provisorischen Nephridien. Somatopleura und Splanchnopleura. Der Pädomesoblast. Seine Entstehung aus dem 2. Somatoblasten. Die Pädoteloblasten. Theilungsmodus der Somatoblasten. Die Pädoteloblastderivate. Ihr Einschluss. Ihre Metamorphose in die Pädomesoblastzellen. Gruppirung dieser. Umwandlung derselben in larvale Muskeln. Hohe Ausbildung dieser. Mangel der Nerven und Ganglien. Abstammung der Neuroglia. Rückbildung der larvalen Muskulatur. Weder Ectoderm, noch Entoderm am Aufbau des Mesoblasts betheiligt.

Die Entwicklung des Mesoblasts von *Capitella* ist keine einheitliche, indem von Anfang an zwei örtlich und

genetisch verschiedenen Zellgenerationen angehörige Anlagen existiren, von denen die eine, der von mir sog. Cölomesoblast, die definitiven, und die andere, der sog. Pädomesoblast (vergl. pag. 22), die vergänglichen oder larvalen Mesoblastorgane liefert. Im Gegensatze zur betreffenden ausführlichen Darstellung des ersten Theils will ich hier, wo es gilt, dem Leser die Facta kurz ins Gedächtnis zurückzurufen, diese beiden differenten Anlagen nach einander, also eine jede im Zusammenhange besprechen, und zwar mit dem Cölomesoblaste beginnen.

Am Ende des 1. Tages der embryonalen Entwicklung, im 56-Zellenstadium, pflegten sich von den Mikromeren der 3. Generation das hintere Paar, nämlich $c3$ und $d3$, welche durch ein helleres und homogeneres Plasma ausgezeichnet sind, zu theilen. Von den Producten dieser Theilung: $c31$ und $c32$ sowie $d31$ und $d32$, stellen $c31$ und $d31$ die Polzellen (Cölotheloblasten) des mesodermalen Keimstreifs (Cölomesoblasts) dar (vergl. pag. 27, Fig. 34). Während die erwähnte optisch auffallende Plasmabeschaffenheit bei den (weiterhin wahrscheinlich an der Ectodermbildung betheiligten) Schwesterzellen bald wieder der normalen Platz macht, so steigert sich umgekehrt dieselbe bei den Cölotheloblasten in dem Maße, als sie wachsen und ihrem weiteren Schicksal entgegengehen.

Gegen Ende des 2. Tages, wenn die Epibolie schon zu $^2/_3$ vorgeschritten ist, fangen die annähernd symmetrisch an den Seiten der hinteren Blastoporuslippe gelegenen Cölotheloblasten an, in die Tiefe zu sinken und zugleich von den angrenzenden Zellen der künftigen Bauchplatten, also der X- und M-Generation, sowie von den Makromeren überwachsen zu werden (vergl. pag. 36, Fig. 44 und 45).

Nachdem der so theilweise auf Einsinken, theilweise auf Überwachsenwerden beruhende Einschluss vollendet ist, und hierbei der Contrast der Plasmabeschaffenheit sowie der Größe der Teloblasten noch mehr zugenommen hat, schicken sich letztere zu ihrer ersten Theilung an. Wie die Zellen selbst, so liegen auch die betreffenden Spindeln bilateral symmetrisch (vergl. pag. 37, Fig. 46 und 47).

Am 3. Tage, zur Zeit, wo der Blastoporus seinem Schlusse nahe ist, zeigt sich diese Theilung vollzogen, und zwar derart ungleichmäßig, dass die vordere (Tochter-)Zelle von viel geringerem Volumen ist als die hintere (Mutter- oder Pol-)Zelle. Bemerkenswerth ist, dass nun die beiden Anlagen im Gegensatze zur früheren eine aus-

gesprochen asymmetrische Lage darbieten, indem die linke relativ weit vorn und überall vom Dotter umgeben ist, die rechte dagegen weit hinten hart am Ectoderm ihre Lage hat (vergl. pag. 43, Fig. 53*a*).

Schon nach Verlauf eines weiteren Tages, also am 4., haben die Cölotelobla sten so vielfache Theilungen erfahren, dass die Anlagen bereits ansehnliche, rostrad gerichtete Zellstränge darstellen. Beide Anlagen erscheinen von da ab innig dem Ectoderm angeschmiegt, und zwar stellenweise so nahe, dass (ohne Kenntnis der vorangegangenen Stadien) leicht der Schein entstehen könnte, als ob an eben diesen Stellen der Cölomesoblast vom Ectoderm aus entstanden wäre (vergl. pag. 50, Fig. 58*a*, 60, 63 und 64).

Am 5. Tage haben die Cölomesoblastst ränge schon derart an Länge zugenommen, dass sie bis zur Mundregion reichen, also das ganze Soma durchziehen. Die Cölotelobla sten erscheinen nun nicht mehr rund, sondern birnförmig sowie mit Fortsätzen versehen, und hiermit gehen sie auch ihrer Rolle als Polzellen verlustig, indem fortan die Vermehrung der von ihnen gesprossten Zellen nur durch Theilungen der letzteren selbst erfolgt (vergl. pag. 57, Fig. 66 und 71).

Nach Verlauf von 2 weiteren Tagen, also am 7., reichen die Cölomesoblastst ränge bis zum Gehirn, mit dem ihre Vorderenden zur Verwachsung gelangt sind, und gleichzeitig haben auch die Stränge einen Zerfall in Somite erfahren. Im Bereiche des Somas erfolgt diese Segmentirung ganz im Einklange mit der der Bauchplatten, das heißt auf ein Segment des ectodermalen Keimstreifs kommt je ein solches des mesoblastischen, im Bereiche des Mundsegments dagegen waltet keine solche Congruenz, indem dieses eine Segment 3 oder 4 Somite jederseits aufzuweisen pflegt (Fig. 78 und 79). Aus dem größten Theil des vordersten dieser multiplen Somite entstehen die (weiterhin zu einem Muskel verschmelzenden, Fig. 118 *M.cp*) cerebro-parietalen Muskeln, und aus dem größten Theil der übrigen entstehen die Rüsselmuskeln (Fig. 118 *R.R*). Zum größten Theil nur, weil sich nämlich in den basalen oder neuralen Abschnitten eben dieser multiplen Somite Cölomhöhlen ausbilden, deren Wandungen die Somatopleura und Splanchnopleura des Mundsegments sowie des postcerebralen Kopfabschnittes liefern (Fig. 85). Die Ausbildung der Somite erfolgt in der Richtung von vorn nach hinten (vergl. pag. 61—62, Fig. 82—84).

Am 8. Tage zählt der Cölomesoblast bereits 17 Somite, wovon ungefähr 10 auf eben so viele Somasegmente kommen, die übrigen aber theils der Sprossungszone, theils dem Mundsegment angehören. Von den letzteren multiplen Somiten haben die hintersten hämal eine Spaltung erfahren, was mit der Rüsselmuskelbildung zusammenhängt (Fig. 91). In den vordersten Somiten des Somas haben sich Cölomhöhlen ausgebildet, wogegen die hinteren noch solid erscheinen (vergl. pag. 66, Fig. 92). Wie die verzweigten Fortsätze der amöboiden Darmzellen mit den angrenzenden Ectodermzellen vielfache Verbindungen eingingen, so macht sich nun diese Tendenz auch gegenüber den Mesoblastzellen, und zwar speciell denjenigen gegenüber geltend, welche die künftige Splanchnopleura bilden werden. Diese Verschmelzung von Darm- und Mesoblastzellen erklärt auch den innigen Zusammenhang von Darmmuskeln und Darmzellen beim erwachsenen Thiere, in welchem ich früher irrthümlich einen Fall von Epithelmuskelbildung vermuthete (vergl. pag. 66 und 67 sowie Fig. 92).

Am 9./10. Tage ist die Somitbildung schon so weit gediehen, dass die Concrescenz der beiderseitigen Anlagen dorsal-median erfolgt ist. Zugleich sind die künftigen Dissepimente sowie auch Spuren der Stammesmuskulatur kenntlich geworden, und endlich ist auch die Rüsselmuskelbildung in vollem Gange (vergl. pag. 71, Fig. 99—100).

Am 11./12. Tage, also kurz vor dem Ausschwärmen, erfahren diese bis dahin aufgeknäuelt liegenden Muskeln mit dem Oesophagus ihre Streckung, wobei die vordersten Dissepimente einreißen (Fig. 102 und 103). Sodann fallen in den vordersten Somiten in diesem Stadium, mit den Dissepimenten verschmolzene Zellhaufen auf, welche die Anlagen der provisorischen Nephridien darstellen (vergl. pag. 76, Fig. 103).

Bei Larven vom 4./5. Tage bilden die Rüsselretractoren schon ansehnliche, mit den Ganglienzellen des Schlundnervensystems besetzte Stränge (vergl. pag. 80, Fig. 111, 112*c* und 117), bei solchen vom 6./7. Tage erscheinen Somatopleura und Splanchnopleura als epitheliale Membranen, und es weist das Cölom seine charakteristische Gliederung in die 3 Kammern auf (vergl. pag. 82, Fig. 116); bei solchen vom 8. Tage endlich ist das Cölom auch in das Pygidium eingedrungen, und die Stammesmuskulatur erweist sich schon von kräftiger Ausbildung (vergl. pag. 84, Fig. 118 und 119).

Die Zahl der Segmente bleibt bis zum 16.—18. Tage constant 13, sodann tritt eine allmähliche Zunahme ein, derart, dass am 28. Tage deren 18 vorhanden sind.

Die provisorischen Nephridien erwiesen sich erst am 22. Tage im 4.—6. Segmente, und die Genitalschläuche am 28. Tage im 8. Segmente ausgebildet.

Am 17. Tage wurden zum 1. Mal Leucocyten, sowie auch einzelne gefärbte Blutscheiben beobachtet (vergl. pag. 85).

Während der Cölomesoblast aus einem von Anfang an bilateralsymmetrisch gelegenen Zellenpaare, nämlich aus dem hinteren Paare des Mikromerenquartetts 3. Generation, *c*3 und *d*3, seinen Ursprung nimmt, entstammt derjenige Theil des Mesoblasts, dem wir uns nun zuwenden, der Pädomesoblast, Einer asymmetrisch gelegenen Zelle, nämlich der durch die 4. Theilung der Makromere *D* entstandenen Zelle $D4 = M$ oder, wie sie auch genannt wurde, dem 2. Somatoblasten (vergl. pag. 15, Fig. 25—27).

Bald nach seiner Entstehung, im 33-Zellenstadium, theilt sich *M* in *m*1 und *m*2, welche Theilproducte nun eine annähernd symmetrische Lage auf der ventralen Seite des Eies einnehmen (vergl. pag. 16, Fig. 28*a*).

Und wie es nicht *c*3 und *d*3 selbst sind, welche die Cölotelo-blasten repräsentiren, sondern ihre Tochterzellen *c*31 und *d*31, so repräsentiren auch *m*1 und *m*2 nicht selbst die Pädoteloblasten, sondern die im 49-Zellenstadium in Folge ihrer Theilung entstehenden Tochterzellen *m*12 und *m*22. Diese Theilung bildet eines der auffälligsten Phänomene der Furchung; denn die Theilproducte stellen nicht etwa hinsichtlich ihrer Lagerung, Größe und Form sich annähernd ähnlich verhaltende Zellenpaare dar, sondern das vordere Paar, eben die Pädoteloblasten (*m*12 und *m*22), sprossen in Form eckiger oder halbrunder, dünner Plättchen, welche im Vergleich mit dem hinteren Paare, den großen, kugeligen Mutterzellen (*m*11 und *m*21), geradezu winzig erscheinen (vergl. pag. 25, Fig. 30 und 31). Trotz dieses großen Gegensatzes und trotz des verschiedenen Schicksals (die Mutterzellen *m*11 und *m*21 sind, wie im ersten Theil mehrfach hervorgehoben worden ist, dazu bestimmt, einen Theil der Bauchplatten zu bilden), fahren nun aber beide in Rede stehende Zellenpaare fort, sich, wenigstens im Hinblick auf ihre weitere Theilungen, so lange einheitlich zu verhalten, bis der Einschluss der Pädoteloblastderivate erfolgt.

Es wurde in einem besonderen Capitel des 1. Theils (vergl.

pag. 17—22) dargelegt, wie sich die beiden Somatoblasten weder im Modus noch im Tempo ihrer Theilungen dem für die Eifurchung im Übrigen geltenden Schema unterordnen, dagegen als selbständige Centren ihrem speciellen Ziele zustreben. Ferner wurde dort hervorgehoben, dass die Theilungen von *M* nach einem ganz anderen Modus als die von *X* erfolgen, und dass diese beiderlei Modi lediglich durch die ersten determinirenden Theilungen bedingt sind, derart dass, wenn nur die Theilungen consequent dem Schema gemäß verlaufen, die *X*-Generation schließlich ein breites, niederes, und die *M*-Generation ein schmales, hohes Zellenband bilden muss. Und es wurde endlich eben dort constatirt, dass, so weit als die Theilungen überhaupt verfolgt werden konnten, sie sich mit den theoretisch gesetzten in der That annähernd übereinstimmend erwiesen (vergl. auch pag. 30, Fig. 37*a*, pag. 35, Fig. 42 und 43 und pag. 35, Fig. 44).

So bildet denn gegen Ende des 2. Tages die *M*-Generation eine den größten Theil der Unterfläche des Eies einnehmende Zellplatte, deren größere hintere, von *m* 11 und *m* 21 abstammende Elemente sich der *X*-Generation zum Aufbaue der Bauchplatten anschließen, und deren kleinere vordere, von *m* 12 und *m* 22, also den Pädoteloblasten abstammende den Rand des Blastoporus bilden (vergl. Fig. 45—47).

Am Ende des 2. Tages, also zur Zeit, wo die Cöloteloblasten einzusinken und zugleich überwachsen zu werden beginnen, macht sich bei den Derivaten der Pädoteloblasten eine sehr rege Vermehrung geltend, und zwar besonders rege an jenen Winkeln des Blastoporusrandes, wo auch die Cöloteloblasten ihre Lage haben. Dies ist denn auch die Stelle, wo die Pädoteloblastderivate nahezu gleichzeitig mit den Cöloteloblasten einsinken, resp. eingeschlossen werden. Wie viele dieser Derivate versinken, konnte aus dem Grunde auch nicht einmal annähernd festgestellt werden, weil sich dieselben sofort oder doch sehr bald nach ihrem Einschlusse im Dotter zerstreuen. Hierbei erleiden sie nun eine überaus auffällige Metamorphose: sie runden sich nämlich unter Verminderung ihrer Größe ab, ihr Plasma wird homogen und hell, und ihre nur noch punktförmig erscheinenden Kerne erweisen sich in hohem Maße chromophil. Dies sind aber die definitiven Pädomesoblastzellen, aus denen sich weiterhin alle larvalen Mesoblastorgane entwickeln (vergl. pag. 37—39, Fig. 48—51 *a*).

Am 3. Tage, zur Zeit, wo der Blastoporus seinem Schlusse nahe

ist, finden sich noch einzelne Pädoteloblastderivate im Bereiche der Stelle, von wo aus sie eingesunken sind, nahe bei den Cölotelo-blasten; weitaus die Mehrzahl dagegen hat die Umwandlung in Pädomesoblastzellen erfahren und liegt regellos im Dotter zerstreut (vergl. pag. 44, Fig. 53*a*).

Am 4. Tage aber hat ein großer Theil dieser bis dahin regellos zerstreuten Zellen eine Gruppirung erfahren, und zwar haupt-sächlich im Bereiche der Gehirn- und der Pharynxanlage, also derjenigen Organe, die in der Larve am frühesten ihre Ausbildung erfahren (vergl. pag. 50, Fig. 58*a*).

Nachdem am Ende des 4. Tages die Pädomesoblastzellen be-deutend an Volum zugenommen haben (vergl. pag. 54, Fig. 63), erfolgt am 5. mit einem Schlage ihre Umwandlung in larvale Muskeln. Entsprechend der vorerwähnten Gruppirung findet sich die Haupt-masse dieser Muskeln im Bereiche des Gehirns und des Pharynx, ferner auch, und zwar durch die besondere Länge ihrer Fasern aus-gezeichnete, zwischen Ectoderm und Dotter (vergl. pag. 57, Fig. 68, 68*b* und 71).

Schon nach Verlauf eines Tages, also am 6., hat sich diese larvale Muskulatur bedeutend weiter entwickelt, was auch durch die immer lebhafter werdenden Contractionen der Embryonen zum Aus-druck kommt (vergl. pag. 59, Fig. 75).

Und am 7. Tage endlich hat sich diese Entwicklung derart ge-steigert, dass zwischen Ectoderm und Dotter zahlreiche Längs- und Ringfasern, ein förmlicher embryonaler Hautmuskelschlauch eingeschaltet liegt, von dem in den verschiedensten Richtungen Äste in das Ectoderm zu den Organanlagen und in den Dotter hinein abgehen (vergl. pag. 64 und 65, Fig. 80, 83, 87, 88).

Außerdem sind auch die in der Bildung fortgeschritteneren Organe mit solchen Muskeln ausgerüstet (Fig. 80—82 und 86). Be-sondere Erwähnung verdienen die vor dem Gehirne befindlichen, weil sie wahrscheinlich die einzigen sind, die nebst den zugehörigen Blastocölräumen der definitiven Organisation einverleibt werden (Fig. 81 und 86). Erwähnenswerth ist auch, dass es nicht gelang, im Bereiche dieser Muskeln irgend welche Nerven oder Ganglienzellen zu finden, und dass sich die Embryonen bis zu der am 9.—10. Tage vor sich gehenden Aus-bildung des Bauchstranges sowie der definitiven Muskulatur gegen Cocain durchaus unempfindlich verhalten.

Am 9./10. Tage tritt im Gehirne und Bauchstrange in Form eines

complicirten Systems von Zellen und Platten die Neuroglia auf, und erstere, die Zellen, bieten in ihrem Habitus eine so große Übereinstimmung mit Pädomesoblastzellen dar, dass ich zu dem Schlusse gedrängt wurde, die Neuroglia stamme von dem Pädomesoblast ab. Hierfür sprach auch das Factum, dass am 4. Tage, wo sich die Pädomesoblastzellen zu gruppiren begonnen hatten, einzelne zwischen den Elementen der Gehirnanlage nachgewiesen werden konnten (vergl. pag. 68—71, Fig. 100 und 101).

Kurz nachdem die larvale Muskulatur den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht und die definitive Muskulatur ihre Ausbildung erfahren hat, erfolgt bei ersterer, abgesehen von den genannten antecerebralen Fasern, sowie von den Trochmuskeln, die Rückbildung, so dass bei den ausgeschlüpften Larven kaum mehr Spuren des kurz vorher so üppig entfalteten Systems nachzuweisen sind.

Aus der vorhergehenden Recapitulation der Mesoblastentwicklung von *Capitella* verdienen als für die weiteren Erörterungen belangreichste Facta hervorgehoben zu werden: erstens, dass zwei ihrer Entstehung und ihrem Schicksal nach verschiedene Mesoblastanlagen, nämlich der Cölomesoblast und der Pädomesoblast, vorhanden sind, und zweitens, dass weder an der Entwicklung des einen, noch an der des anderen die ausgebildeten Keimblätter (Ectoderm und Entoderm) irgend welchen Antheil haben, dagegen schon früh, nämlich in dem noch in der Furchung befindlichen Eie, besondere Zellen als die beiderseitigen Mesoblastanlagen zu erkennen sind.

2. Vergleich mit anderen Anneliden sowie mit Mollusken und Turbellarien.

Vergleich mit Nereis nach Wilson und v. Wistinghausen. Zweifache Anlage des Mesoblasts bei Euaxes nach Kowalewsky. Widerspruch Vejdovský's. Lillie's Nachweis, dass der Mesoblast von Unio theils aus Einer Makromere, theils aus Mikromeren entsteht. Ähnlicher Nachweis Conklin's für Crepidula. Ähnlicher Nachweis Wierzejski's für Physa. Entstehung des Mesoblasts der Turbellarien: Hallez leitet denselben bei Eurylepta und Leptoplana von einem Mikromerenquartett ab. Selenka erkennt dieses als die 2. Mikromerengeneration. Lang bestätigt das und weist bei Discocelis nach, dass aufser dem 2. auch noch das 3. Quartett an der Mesodermbildung betheiligt ist. Fälle, wo gleich mehrere

Urmesodermzellen gebildet werden: Chiton nach Kowalewsky und Metcalf. Patella nach Patten. Aplysia nach Mazzarelli. Eine Makromere geht total in der Polzellenbildung auf: Clione nach Knipowitsch. Eine Makromere theilt sich vor der Polzellenbildung: Cyclas nach Stauffacher. Tabellarische Übersicht aller Fälle. Der Gegensatz zwischen Nereis und Capitella erscheint mannigfach abgeschwächt. Mead's Zweifel an der Richtigkeit der Mesoblastentwicklung der Polycladen nach Lang. Kritik der Einwürfe Mead's. Die Polzellen des Mesoblasts weder ein Product des Ecto- noch des Entoderms. Sowohl die Cölоteloblasten, als auch die Pädoteloblasten können aus den Makromeren oder aus den Mikromeren hervorgehen. Die Teloblasten des Mesoblasts können sehr verschiedenen Furchungszellen beigemengt sein.

Bei der Analyse der frühesten Entwicklungsstadien habe ich in erster Linie Wilson's Untersuchungen über *Nereis* zum Vergleiche herangezogen, weil in diesen zum ersten Mal die Generationsfolge und das Schicksal der Zellen von der ersten Theilung des Eies an bis zu einem weit fortgeschrittenen Stadium continuirlich verfolgt worden war. Während sich nun in Bezug auf die meisten fundamentalen Vorgänge dieser frühesten Entwicklung eine überraschende Übereinstimmung zwischen *Nereis* und *Capitella* constatiren ließ, hat sich umgekehrt gerade für diejenigen, die mit der Mesoblastbildung zusammenhängen, ein eben so überraschender Zwiespalt herausgestellt.

Auf diesen Zwiespalt musste nothgedrungen schon im beschreibenden Theil dieser Arbeit so vielfach hingewiesen werden (vergl. pag. 11, 13, 15, 26, 27, 39 und 48), dass ich mich hier, bei der Recapitulation desselben, kurz fassen kann.

Nach Wilson ist die Mesodermbildung von *Nereis* eine durchaus einheitliche, indem dieselbe lediglich von $D4 = M$ oder dem 2. Somatoblasten ausgeht. M theilt sich nämlich in $M — M$, und aus diesen sprossen eine große Anzahl kleiner Zellen (m). Beiderlei Zellen werden eingeschlossen, und während aus ersteren, den M, M, oder primären Mesoblasten, die Mesoblaststränge hervorgehen, soll aus letzteren, den m oder dem secundären Mesoblaste, wenigstens theilweise die Splanchnopleura sich aufbauen.

Im Gegensatze hierzu ließen sich bei *Capitella* zwei örtlich und genetisch verschiedene Mesoblastanlagen nachweisen, und zwar erstens diejenige, aus der die cölomatischen Organe hervorgehen, nämlich die von Anfang an bilateral-symmetrisch gelegenen Cölоteloblasten $c31$ und $d31$, und zweitens diejenige, aus der (mit geringen

Ausnahmen) nur ephemere, larvale Gebilde entstehen, nämlich die Pädoteloblasten $m12$ und $m22$, Zellen, welche ihrerseits aus dem 2. Somatoblasten $D4 = M$ nach seiner ersten Theilung in M, M gesprosst sind. Die weiteren Theilungsproducte von M, M haben aber bei *Capitella* nichts mit dem Mesoblaste zu thun, bilden vielmehr den vorderen Theil der Bauchplatten.

An den oben citirten Stellen des ersten Theils (vergl. insbesondere pag. 11, 15 und 48) musste auch schon hervorgehoben werden, dass, speciell im Hinblicke auf das Verhalten von M, meine Resultate besser mit denjenigen v. Wistinghausen's übereinstimmen, indem seinen nahezu gleichzeitig mit Wilson an *Nereis* angestellten Untersuchungen zufolge aus M mehrere Zellreihen hervorgehen, von welchen Eine (die Myoblasten = Mesoblast) eingeschlossen wird, die übrigen dagegen als »untere Urzellen des Rumpfes« sich an dem Aufbaue der Bauchplatten betheiligen. Daher auch der durch v. Wistinghausen gewählte Name 2. Somatoblast für M oder $D4$. Im Übrigen lässt indessen auch letzterer Autor den ganzen Mesoblast aus den derart reducirten Producten von M hervorgehen.

Es musste mir nun natürlich daran gelegen sein, die übrige Litteratur speciell in Bezug auf diese meine Differenzen mit den beiden Autoren über die *Nereis*-Entwicklung zu prüfen, und da fehlt es denn auch nicht an hierfür in Betracht kommenden Angaben.

In Bezug auf die zweifache Anlage des Mesoblasts bei Anneliden habe ich vor Allem der zwar weit zurückdatirenden, aber für die heutige Embryologie grundlegend gewordenen Studien Kowalewsky's zu gedenken, indem diesem Autor zufolge speciell die Mesodermbildung von *Euaxes* (*Rhynchelmis*) eben so wie die von *Capitella* von zwei verschiedenen Anlagen ausgeht. Kowalewsky (71 pag. 16) sagt nämlich: »Die Zellen des mittleren Blattes haben eine ähnliche doppelte Abstammungsweise. Einerseits entstehen dieselben von den Kugeln *c.e*, welche schon vorher die Zellen des oberen Blattes gebildet haben, andererseits aus dem hinteren Theile der Zelle *g'*.«

Diese Angaben wurden zwar von einem späteren Bearbeiter der *Euaxes*-Entwicklung, nämlich von Vejdovský (88—92 pag. 178), mit den Worten: »Ich muss diese Angaben als durchaus unrichtig ansehen, da es mir nicht gelang die Mesoblastanlagen in der von Kowalewsky angegebenen Weise zu finden« für unrichtig erklärt; aber der Schluss, auf den sich Vejdovský hierbei stützt, erscheint mir durchaus nicht in seinem Sinne entscheidend, indem

er eben das, was KOWALEWSKY gesehen hat, übersehen haben könnte. Zudem spricht derselbe Autor weiterhin (l. c. pag. 179) von mesenchymatösen, zwischen Epiblast und Hypoblast gelegenen Zellen, von denen er vermuthet, dass sie die larvalen Excretionsorgane aufbauen, über deren Herkunft aber er im Unklaren geblieben zu sein scheint, Zellen, deren Vorhandensein sehr zu Gunsten einer doppelten Mesoblastanlage spricht. Jedenfalls bedarf der Fall einer nochmaligen genauen Untersuchung.

In mehreren der während der letzten beiden Jahrzehnte erschienenen Abhandlungen über Anneliden-Embryologie ist zwar von primärem und secundärem, oder von larvalem Mesoblaste die Rede; aber, da die betreffenden Forscher die fraglichen beiderlei Anlagen nicht auf distincte Furchungszellen zurückzuführen vermochten, so können ihre Angaben hier nicht in Betracht gezogen werden.

Dagegen haben die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über eine andere Thiergruppe, nämlich die über Mollusken, gerade in den letzten Jahren zu Beobachtungen geführt, welche für das Verhalten des Mesoblasts von *Capitella* höchst überraschende Vergleichspunkte darbieten.

Es war zunächst LILLIE's Arbeit über *Unio* (93 pag. 19, 31 und 39), in welcher durch continuirliche Beobachtung des sich furchenden Eies nachgewiesen wurde, dass zwei durchaus getrennte Mesoblastanlagen vorhanden sind. Erstens diejenige Anlage, aus der die Mesoblaststränge, also unser Cölomesoblast, hervorgeht, und zwar entsteht diese ganz so, wie es von einer großen Anzahl anderer Mollusken und Anneliden beschrieben wurde, aus dem 2. Somatoblasten $D1$ oder M. Zweitens diejenige Anlage, aus der die larvalen Muskeln (das Mesenchym), also unser Pädoteloblast, hervorgeht, und zwar entsteht diese aus der Tochterzelle einer der Mikromeren der 2. Generation (Stomatoblasten WILSON, Oesophagoblasten EISIG), nämlich aus $a2$. LILLIE bezeichnet die betreffende Zelle, $a22$, als larvalen Mesoblast = Y.

Sodann wurden in ganz ähnlicher Weise zweifache Mesoblastanlagen durch CONKLIN (97 pag. 67—75 und 148—153) von *Crepidula* beschrieben.

Der Cölomesoblast entsteht auch bei dieser Form aus dem 2. Somatoblasten oder $M = D1$; aber im Gegensatze zu den meisten anderen Formen geht hier $D1$ nicht ganz in der Mesoblastbildung auf, sondern es betheiligen sich an dieser Bildung nur seine vorderen Theilungsproducte, wogegen die hinteren beim Aufbau des Enddarmes

ihre Verwendung finden. Daher bezeichnet auch Autor den 2. Somatoblasten als Mesentoblast. Der andere Mesoblastcomponent, also der Pädomesoblast, welcher in erster Linie die larvalen einzelligen Muskeln, aber möglicherweise auch definitive Gebilde producirt, entsteht zwar eben so wie bei *Unio* aus dem 2. Mikromerenquartett; aber nicht bloß wie bei dieser Bivalve aus Einer Zelle des 2. Quartetts, nämlich aus $a2$, sondern aus drei derselben, nämlich aus $a2$, $b2$ und $c2$.

In Bezug darauf sagt Conklin (l. c. pag. 150): »The origin of larval mesoblast in three quadrants is most suggestive, since it points, as I believe, to a primitively radial origin of the mesoblast. From every point of view it seems probable that *Crepidula* represents a more primitive condition in this regard than *Unio*.« Und weiterhin l. c. pag. 151): »From these facts it is probable that the radial origin of mesoblast is to be considered a primitive character; its bilateral origin, a secondary one. In other words, the larval mesoblast is the more ancestral, and it might properly be called the primary or radial mesoblast, while that formed from $4d$ [unser $D4$] might be known as secondary or bilateral mesoblast.«

Eine ähnliche doppelte Mesodermanlage wurde endlich noch kürzlich in einer vorläufigen Mittheilung Wierzejski's (97 pag. 388—394) von *Physa fontinalis* beschrieben. Hier entsteht der Cölomesoblast (primäres Mesoderm Wierzejski) ähnlich wie in den meisten Fällen bei Mollusken aus $D4$, dem 2. Somatoblasten. Außerdem ist aber noch eine 2. Mesodermquelle vorhanden, die dem Autor zufolge als »ectodermale« das secundäre Mesoderm liefert, und zwar sind es auch in diesem Falle wieder Zellen des 2. Mikromerenquartetts, nämlich $b2$ und $c2$, aus deren Theilungsproducten dieses secundäre Mesoderm hervorgeht. Wierzejski, der die weitere Entwicklung des letzteren noch nicht verfolgt hat, ist der Meinung, es liefere den vorderen Theil der Mesodermstreifen. Dies ist aber doch in Anbetracht der vorerwähnten Nachweise Lillie's und Conklin's recht unwahrscheinlich. Vielmehr spricht Alles dafür, dass auch bei *Physa* aus den betreffenden Mikromeren 2. Generation der larvale Mesoblast oder Pädomesoblast hervorgehe.

Auch in vielen Abhandlungen über Mollusken-Embryologie, die vor den eben besprochenen erschienen sind, ist von einer zweiten Mesoblastanlage, die der aus M hergeleiteten meist als »ectodermale« entgegengesetzt wird, die Rede [man vergleiche zu diesem Behufe die Litteraturübersichten von Heymons (93 pag. 265) und Meisenheimer

(96 pag. 39)]; aber da von den betreffenden Autoren diese fragliche Anlage nicht ab ovo verfolgt, resp. nicht auf bestimmte Furchungszellen zurückgeführt wurde, so sind ihre Angaben für unseren Zweck hier nicht verwerthbar.

Dagegen haben wir im Anschlusse an die Thatsache, dass bei Anneliden und Mollusken eine Theilnahme der Mikromeren an der Mesoblastbildung nachgewiesen werden konnte, nun noch derjenigen Thiergruppe zu gedenken, bei der schon seit geraumer Zeit der Mesoblast ebenfalls, und zwar ausschließlich von Mikromeren hergeleitet wurde, nämlich der Turbellarien.

Hallez (79 pag. 108—113 und 118) verdanken wir die Entdeckung, dass bei *Leptoplana* und *Eurylepta* eines der Mikromerenquartette den Mesoblast liefert. Nachdem die Ectodermzellen (die Producte des 1. Quartetts) ungefähr den Äquator des Eies erreicht haben, und die sog. 5. Entodermzelle (siehe unten pag. 205) gebildet ist, beginnen die 4 Urmesoblastzellen sich derart zu vermehren, dass schließlich 4 am aboralen Pole in Kreuzform sich darstellende Bänder zu Stande kommen. Diese Bänder werden sodann vom Ectoderm überwachsen, und durch weitere Vermehrung ihrer Zellen bilden sie schließlich eine continuirliche, zwischen Ectoderm und Entoderm gelegene Schicht, aus der die Muskulatur und die reticuläre Bindesubstanz hervorgehen.

Die Darstellung von Hallez wurde bald danach durch Selenka (81 pag. 17) zwar in Einzelheiten corrigirt und vervollständigt, aber der Hauptsache nach als nicht nur für *Leptoplana* und *Eurylepta*, sondern auch für *Thysanozoon* durchaus zutreffend bestätigt. Von besonderer Wichtigkeit war Selenka's Nachweis, dass die das Mesoderm liefernden Mikromeren denjenigen entsprechen, die wir heute als das 2. Quartett = $a2$ — $d2$ bezeichnen.

Wie im Wesentlichen die Angaben von Hallez durch Selenka, so wurden auch diejenigen des Letzteren, insbesondere die *Thysanozoon* betreffenden, durch Lang (84 pag. 346) bestätigt. Und Lang seinerseits hat für *Discocelis* (l. c. pag. 332—347) den eben so überraschenden wie interessanten Nachweis geliefert, dass bei dieser Polyclade nicht wie bei den vorerwähnten nur Ein, sondern Zwei Mikromerenquartette, nämlich das 2. und das 3. (also $a2$ — $d2$ und $a3$ — $d3$ nach Wilson's Nomenclatur) die Mesodermanlage repräsentiren.

In Bezug auf die Herleitung des Cölomesoblasts sei noch erwähnt, dass, wenn auch die meisten Autoren darin übereinstimmen,

dass bei Mollusken (ähnlich wie bei gewissen Anneliden) ursprünglich nur Eine Urmesodermzelle vorhanden ist, nämlich D4, durch deren Theilung erst die beiden Polzellen der Mesodermstreifen entstehen, es doch auch nicht an Angaben fehlt, denen zufolge diese Polzellen gleich von Anfang an als solche von mehreren Makromeren abgeschnürt werden.

So hat schon KOWALEWSKY (83 pag. 15) angegeben, dass diese Polzellen bei *Chiton* aus zwei »Entodermzellen« hervorgehen, und ein späterer Bearbeiter derselben Gattung, nämlich METCALF (93 pag. 264), hat diese Angabe bestätigt.

Ferner sind auch nach PATTEN (86 pag. 8) bei *Patella* zwei symmetrisch gelegene »Entomesodermzellen« vorhanden, durch deren Theilung die 2 Polzellen des Mesoderms gebildet werden.

Und nach MAZZARELLI (92 pag. 105) sollen bei *Aplysia* sogar 4 große Entodermzellen, die spät in das Blastocöl hineinrücken, eben so viele primäre Mesodermzellen darstellen.

Weiter ist auch der Fall beschrieben, dass Eine Makromere ganz und gar in der Mesodermpolzellenbildung aufgeht. Nach KNIPOWITSCH (91 pag. 301) theilt sich nämlich bei *Clione limacina* Eine der 4 Makromeren in 2 und weiter in 4 Urmesodermzellen, welche ganz symmetrisch am hinteren Ende des Eies liegen.

Und schließlich kommt auch noch die Variante vor, dass sich vor der Mesodermbildung die betreffende Makromere theilt, und dass von jeder der beiden Schwesterzellen eine Mesodermpolzelle abgeschnürt wird. So bei *Cyclas cornea* nach STAUFFACHER (93 pag. 231).

Zur besseren Übersicht seien nun diese auf Vollständigkeit entfernt keinen Anspruch erhebenden Litteraturangaben kurz tabellarisch über einander geordnet.

Nereis limbata	*M* (= *D*4)	ganzer Mesoblast.
Nereis Dumerilii	*M*	ganzer Mesoblast. vorderer Theil der Bauchplatten.
Capitella	*c*31 und *d*31	Cölomesoblast.
	M	*m*12 und *m*22 Pädoteloblast. *m*11 und *m*21 vorderer Theil der Bauchplatten.
Euaxes	*M* (?) + 2 Mikromeren (?)	Mesoblast.
Unio	*M*	Cölomesoblast.
	*a*22	Pädomesoblast.

Physa	*M*	Cölomesoblast.
	*b*2, *c*2	Pädomesoblast.
Crepidula	*M*	partim Cölomesoblast. partim Enddarm (= Proctodäum = Theil der Bauchplatten?).
	*a*2, *b*2, *c*2	Pädomesoblast.
Leptoplana *Eurylepta* *Thysanozoon*	*a*2, *b*2, *c*2, *d*2 (+ *M*?)	Mesoblast.
Discocelis	*a*2, *b*2, *c*2, *d*2 *a*3, *b*3, *c*3, *d*3 (+ *M*?)	Mesoblast.

Chiton 2 Entodermzellen liefern 2 Polzellen des Mesoblasts.
Patella 2 Entomesodermzellen liefern 2 Polzellen des Mesoblasts.
Aplysia 4 Entodermzellen = 4 primäre Mesodermzellen.
Clione 1 Makromere geht in Bildung von 2, resp. 4 Urmesodermzellen auf.
Cyclas 1 Makromere theilt sich, und durch Theilung der Producte entstehen die Polzellen des Mesoderms.

Hieraus ergeben sich nun für einen Theil der zwischen *Nereis* (nach Wilson) und *Capitella* bestehenden Gegensätze mannigfache Abschwächungen:

1) nämlich entstehen auch bei *Nereis Dumerilii* sowie bei *Crepidula* nur aus einem Theil von *M* Mesoblastzellen, wogegen der andere Theil ähnlich wie bei *Capitella* zur Bildung der Bauchplatten beiträgt, wenn wir nämlich in Bezug auf *Crepidula* voraussetzen dürfen, dass der Enddarm einem Proctodäum entspricht, und weiter gelten lassen, dass das Proctodäum (vergl. oben pag. 54) aus den Bauchplatten hervorgeht.

2) hat auch wahrscheinlich bei *Euaxes* und sicher bei verschiedenen Mollusken (nämlich bei *Unio*, *Physa* und *Crepidula*) der Mesoblast so wie bei *Capitella* zwei verschiedene Quellen, nur mit dem Unterschiede, dass, während bei *Capitella* der Cölomesoblast aus 2 Mikromeren und der Pädoteloblast aus der Makromere *D*, bei den genannten Mollusken umgekehrt der Cölomesoblast aus der Makromere *D* und der Pädoteloblast aus 1—3 Mikromeren hervorgeht.

3) ist hervorzuheben, dass, obwohl den meisten Autoren zufolge die 2 Polzellen des Mesoblasts (Cölomesoblasts) durch Theilung Einer Zelle entstehen, Einer Zelle, welche ihrerseits ein Theilungsproduct von *M* (= *D*4) repräsentirt, es doch nicht an solchen Autoren fehlt, welchen zufolge diese 2 Polzellen direct aus 2 (ja in einem Falle

aus 4!) Entodermzellen, resp. aus den Theilungsproducten Einer Makromere hervorgehen, also direct bilateral-symmetrisch sich darstellen.

Und was endlich 4) den unter 2 hervorgehobenen Gegensatz betrifft, dass nämlich bei *Capitella* die Mikromeren den Cölomesoblast, bei den anderen Formen dagegen, wo eine zweifache Mesoblastanlage existirt, umgekehrt den Pädomesoblast liefern, so ist an das vorerwähnte so außerordentlich bedeutungsvolle Verhalten der Turbellarien (Polycladen) zu erinnern, indem ja bei diesen ebenfalls die Muskulatur, das Parenchym und die Geschlechtsorgane (?), also der Cölomesoblast, lediglich von den Mikromeren abstammen, und indem, wie sich aus dem Nachfolgenden (vergl. unten pag. 205) ergeben wird, künftige Untersuchungen auch hier außerdem noch zum Nachweise einer Pädomesoblastbildung aus *M* führen dürften.

Nun ist aber die Richtigkeit dieser Mesoblastentstehung kürzlich als überaus zweifelhaft angefochten worden. Mead nämlich, dessen ausgezeichnete Beiträge zur Anneliden-Embryologie wir hier schon vielfach zu citiren hatten, sagt (97 pag. 288—290), nachdem er die Schwierigkeit erwogen hat, dass trotz der so großen Übereinstimmung in der beiderseitigen Furchung der Mesoblast bei den Polycladen aus ganz anderen Zellen entstehe, als bei *Nereis* etc., und daher, wenn die betreffenden Angaben zuträfen, von einer Homologie der vergleichbaren Zellen keine Rede sein könnte, speciell im Hinblick auf die Lang'sche Ontogenie von *Discocelis*: »However, I am not convinced that the cells described by Lang do give rise to the mesoderm, and I believe it possible that the mesoderm is formed in the same manner and from exactly the same cell as in the annelids with unequal cleavage.«

Weiter führt er aus, dass Lang die Furchung nur bis zum 64-Zellenstadium verfolgt habe, wogegen der für die Mesodermbildung kritische Moment zwischen dem genannten Stadium und dem Ende der Gastrulation erst einzutreten pflege.

Sodann sagt Autor: »We now naturally turn our attention to those cells in *Discocelis*, which in other animals, with this type of cleavage, regularly give rise to the mesoderm bands. Lang's Fig. 12, Plate 35, of the lower pole of *Discocelis* corresponds in every essential point to the ideal 32-cell stage of annelids and molluscs with unequal cleavage. All the cells have the same origin and relative position, and belong to the same generation.«

Und nachdem Autor im Anschlusse an dieses Citat die bekannte

Mesodermbildung von *Nereis* etc. aus *D*4 oder *M* besprochen, schließt er folgendermaßen: »When Lang's figures and text are examined in the light of this comparison, the correspondence of *Discocelis* to the other forms is complete in every detail: so complete as to be fairly startling. The eight cells are formed in the same manner. The one which corresponds to the mesoderm cell in the other animals, divides bilaterally, and one product lies on either side of the middle line. Since in a large series of forms the mesoderm cell is the same in origin (same generation and position), and immediately divides in a manner different from all the other cells, and since a cell in *Discocelis* corresponds exactly in origin and begins the same characteristic career, I believe it may be the mesoderm cell in *Discocelis* also.«

Was zunächst die Schwierigkeit betrifft, die Thatsachen dieser Mesodermentwicklung mit der Homologie der Furchungszellen in Einklang zu bringen, so verweise ich auf den letzten Abschnitt (Bemerkungen über Furchung), wo ich meine Ansichten darüber im Zusammenhange mit ähnlichen Fragen dargelegt habe.

Der Vorwurf Mead's, dass Lang die Furchung nicht bis zum kritischen Momente der Mesodermbildung verfolgt habe, träfe nur dann zu, wenn die Mesodermbildung wirklich vom unteren Pole, resp. von der Makromere *D*, und zwar allein von der Makromere *D* ausginge, was ja erst noch zu beweisen ist. Lang hingegen wurde ja (eben so wie unabhängig von ihm seine Vorgänger) gerade durch seine Beobachtungen zu dem Schlusse gedrängt, dass das Mesoderm der Polycladen aus 1 oder 2 Mikromerengenerationen hervorgehe, und für diesen Modus der Mesodermbildung sind eben nicht die jenseits, sondern die diesseits vom 64-Zellenstadium gelegenen Furchungsbilder maßgebend, und diese hat auch Lang (eben so wie seine Vorgänger) überaus sorgfältig beschrieben und abgebildet.

Die erstaunliche Übereinstimmung ferner, welche die Furchung der Polycladen mit derjenigen gewisser Anneliden und Mollusken darbietet, ist Niemand weniger entgangen als Lang selbst, wie eindringlich genug aus nachfolgendem Passus seiner Monographie (l. c. pag. 345) hervorgeht:

»Ganz besondere Beachtung verdient ferner die Entstehung des Mesoderms. Die Anlage desselben in Form von vier (oder bei *Discocelis* 2 × 4) strahlenförmig in den Interradien zwischen den Urenterodermzellen liegenden Urmesodermzellen steht bis jetzt im

Thierreich ganz vereinzelt da. Ich wollte mich auch anfänglich gar nicht davon überzeugen, dass diese Zellen wirklich Mesodermanlagen darstellen. Ich hielt sie für Ectodermzellen; sie bilden in der That bei *Discocelis* lange Zeit mit dem Ectoderm eine Schicht, gewissermaßen eine äquatoriale Fortsetzung der Ectodermkappe. Besonders auch die Thatsache, dass bei *Discocelis* nach der Abschnürung der ersten vier Urmesodermzellen sich aus den vier großen Blastomeren noch weitere vier abschnüren, machte mich Anfangs stutzig. Die Anlage der Ectoderm + Mesodermzellen schien mir so sehr mit der Anlage des Ectoderms bei vielen Mollusken und Anneliden übereinzustimmen, bei denen aus den größeren Blastomeren mehrere Generationen von Ectodermzellen hervorsprossen! Diese Übereinstimmung ist geradezu im höchsten Grade auffallend, wenn man die Dotterfurchung von *Discocelis* mit derjenigen von *Neritina* (nach Bloch-mann), und von *Psygmobranchus* und *Nereis* (nach Salensky) vergleicht. Ich habe mich aber sicher davon überzeugt, dass die Abkömmlinge der Urmesodermzellen erster und zweiter Ordnung, welche so sehr der zweiten und dritten Generation der Ectodermzellen von *Neritina* gleichen, vom Ectoderm überwachsen werden und in der That die Anlagen des Mesoderms bilden. Die Ähnlichkeit ist also nur eine äußerliche.«

Ich komme endlich auf den letzten Einwurf Mead's, dass nach Lang's eigener Beschreibung und Abbildung es überaus wahrscheinlich sei, dass auch bei *Discocelis* die große hintere Makromere *D* bei der Mesodermbildung in Betracht komme.

Auch ich bin dieser Meinung und habe aus diesem Grunde in der vorstehenden Liste (vergl. pag. 202), wo die Polycladen aufgeführt sind, neben den Mikromeren geradezu *M* (mit ?) als eventuellen 2. Mesodermbildner aufgeführt, wodurch ja die Übereinstimmung der Mesodermbildung zwischen Polycladen einer- und *Capitella* andererseits eine nahezu vollständige würde. Bestärkt in dieser Meinung wurde ich aber insbesondere noch durch die entsprechenden älteren Angaben von Hallez (79 pag. 112). Dieser beschreibt nämlich die Entstehung einer sog. 5. Entodermzelle, welche allem Anscheine nach identisch ist mit *D4* oder *M*. Denn abgesehen von allem Anderen sagt Autor: »Il ma semblé que la hernie de l'endoderme qui doit donner naissance à une cinquième sphère endodermique était toujours plus claire, moins granuleuse, que le reste de la masse endodermique« etc. Diese abweichende Plasmabeschaffen-

heit ist gerade für solche Zellen, die Teloblasten darstellen, überaus charakteristisch.

Gesetzt nun aber auch, es sei sehr wahrscheinlich, ja gesetzt selbst, es wäre erwiesen, dass auch bei Polycladen $D4$ oder M an der Mesoblastbildung participire: was kann oder könnte das an den Nachweisen Lang's und seiner Vorgänger ändern? Nichts weiter als dass der Satz: bei den Polycladen entsteht der Mesoblast aus 1—2 Mikromerenquartetten, lauten müsste: bei den Polycladen entsteht der Mesoblast theils aus 1—2 Mikromerenquartetten, theils aus $D4$ oder M. Und es lässt sich nicht einmal entschuldigend anführen, dass eine derartige zwiespältige Entstehung Mead als etwas Ungereimtes erscheinen musste, denn zur Zeit der Abfassung seiner Abhandlung waren ihm bereits die Resultate Lillie's und Conklin's bekannt, die eine derartige zweifache Anlage für *Unio* und für *Crepidula* schon nachgewiesen hatten.

Die Bildung des Mesoblasts aus Einem Mikromerenquartett wurde zuerst durch Hallez von *Leptoplana* und *Eurylepta* beschrieben, sodann durch Selenka nicht nur für diese beiden Formen, sondern auch für *Thysanozoon* bestätigt, und Lang endlich hat seinerseits wieder Selenka in Bezug auf *Thysanozoon* bestätigt, sowie überdies für *Discocelis* die Theilnahme von 2 statt 1 Mikromerenquartett an der Mesoblastbildung nachgewiesen. Alle haben auch im Wesentlichen übereinstimmend den Einschluss sowie die Verschmelzung der radiären am aboralen Pole gelegenen Mesoblastanlagen geschildert und abgebildet. Eine solche Übereinstimmung dreier Forscher, und zwar dazu noch eine derartige, dass der fragliche Vorgang nicht nur an dem jeweils vom Vorgänger bearbeiteten Object allein, sondern zugleich auch immer je an einem neuen geprüft, resp. bestätigt wurde, steht in der Litteratur nahezu einzig da, und man sollte glauben, dass wer an der Richtigkeit derart zu Stande gekommener Resultate Zweifel hegt, sich zum mindesten für verpflichtet halte, das Object gründlich von Neuem zu untersuchen, bevor er diese Zweifel äußert. Mead hat das nicht für nöthig, sich aber gleichwohl für berechtigt gehalten, jene auf Beobachtungen beruhenden Angaben mit Wendungen wie »I am not convinced« und »I believe it may be« in Frage zu stellen. Und warum? weil der Mesoblast — eben so wie bei gewissen Anneliden und Mollusken — auch bei Polycladen lediglich aus $D4 = M$ entstehen soll!

Ich habe diesen Fall desshalb so ausführlich erörtert, weil ich

die Überzeugung hege, dass solche gewaltsame, die Thatsachen nicht achtende Verallgemeinerungen dem Fortschreiten unserer Einsichten viel gefährlicher sind als die gewagtesten (weil als solche stets leicht erkennbaren) Speculationen.

Derselben Nichtachtung der Thatsachen wie die, denen zufolge der Mesoblast überall aus *M* oder seinen Theilungsproducten entstehen soll, haben sich auch viele Derjenigen schuldig gemacht, denen zufolge die Polzellen des Mesoblasts sei es aus dem Ectoderm, sei es aus dem Entoderm stammen müssen. Denn alle diese Versuche scheitern schon an den fundamentalen Thatsachen, dass zur Zeit, wo diese Zellen durch die Makromeren gebildet werden, letztere noch keine reine Entodermanlage, und dass zur Zeit, wo sie aus den Mikromeren gebildet werden, letztere noch keine reine Ectodermanlage darstellen, ganz abgesehen davon, dass es nun feststeht, dass beide, also Makro- und Mikromeren, zugleich an der Mesoblastbildung betheiligt sein können, also der Streit: hie Ectoderm, hie Entoderm mit Bezug auf die Polzellen überhaupt belanglos geworden ist.

Halten wir uns also an die Thatsachen und constatiren wir:

1) Die Polzellen (Teloblasten) des Mesoblasts sind weder ein Product des Ectoderms noch ein Product des Entoderms.

2) Die Cölоteloblasten entstehen meistens aus den Makromeren, können aber auch aus den Mikromeren hervorgehen.

3) Die Pädoteloblasten entstehen meistens aus den Mikromeren, können aber auch aus den Makromeren hervorgehen.

Und ziehen wir hieraus den allein berechtigten Schluss:

Die Teloblasten des Mesoblasts können verschiedenen Furchungszellen beigemengt sein, ohne dass dies den ihnen inhärirenden Charakter irgendwie beeinflusst.

3. Die Genese des Mesoblasts.

Versuch Kleinenberg's, den Mesoblast als ein Product des Ectoderms oder des Entoderms zu begreifen. Sein Einwurf, dass bei vielen Thieren keine Polzellen vorkommen, durch spätere Nachweise abgeschwächt. Sein Einwurf, dass der Zusammenhang zwischen Polzellen und Mesoblastorganen nicht klargelegt, in

Folge neuerer Untersuchungen hinfällig geworden. Kleinenberg's unhaltbare Auffassung der Mesoblastgenese theils durch theoretische Erwägungen, theils dadurch bedingt, dass er anstatt vom Ei von einem Larvenstadium ausging. Er hielt in Folge dessen irrthümlich die secundäre Verschmelzung von Bauchplatten und Cölomesoblast für einen ursprünglichen Zustand. Theilweise Übereinstimmung mit Kleinenberg in Bezug darauf, dass die betreffenden heutigen Embryonen keinen dreiblättrigen Thiertypus recapituliren. Wenn es aber auch kein Mesoderm giebt, so giebt es doch einen Mesoblast. Die früheste ontogenetische Anlage dieses durch die Polzellen repräsentirt. Was diese ursprünglich waren oder was sie recapituliren. Hatschek's Ableitung derselben von Geschlechtszellen die zutreffendste. Sein späterer Versuch, die Polzellen als modificirte Urdarmdivertikel aufzufassen, stößt auf Schwierigkeiten. Unabhängig von Hatschek führte auch Rabl die ersten Mesodermzellen auf Geschlechtszellen zurück. Seine Begründung dieser Ableitung. Seine gleichzeitige Ableitung vom Entoderm unverständlich. Auch E. Meyer vertritt die Abstammung des Cölomesoblasts von Geschlechtszellen und betont, dass damit der Streit über die Abstammung vom Ecto- oder Entoderm gegenstandslos. Kleinenberg's Stellung zur Geschlechtszellenhypothese. Er fördert sie durch sein Postulat, dass der Gegensatz von Soma- und Geschlechtszellen schon bei den Vorfahren der Cölenteraten verwirklicht war. Er bekämpft sie auf nicht zutreffende Voraussetzungen gestützt. Nicht die Geschlechtszelle, sondern ihr Product, das Gonadengewebe, ist als Ausgangspunkt der Differenzirungen zu setzen. Die Geschlechtszellenhypothese gegenüber der zwiespältigen Entstehung der Teloblasten. Meyer's Ableitung des Pädomesoblasts von den beiden Keimblättern verfehlt. Beiderlei Teloblasten sind als Differenzirungsproducte eines ursprünglich Gleichartigen, nämlich von Geschlechtszellen, zu betrachten.

Am Schluss des vorigen Capitels wurde, ohne der betreffenden, (weil für eine kurze Wiedergabe viel zu ausgedehnten) Litteratur zu gedenken, als Resultat vorhergehender Erörterungen constatirt, dass der Versuch zahlreicher Autoren, die Polzellen des Mesoblasts sei es vom Ectoderm, sei es vom Entoderm abzuleiten, mit den Thatsachen der Entwicklungsgeschichte unvereinbar ist.

Bevor ich nun auf die Frage eingehe, auf welch anderen Modus der Mesoblastgenese diese Thatsachen hinweisen, muss noch des Versuches gedacht werden, den Mesoblast als ein Product der fertigen Keimblätter, also des Ectoderms oder Entoderms, resp. beider zu begreifen.

Als weitaus originellster und zugleich am tiefsten durchdachter

derartiger Versuch ist derjenige KLEINENBERG's in den Vordergrund getreten. Da aber einerseits seine betreffenden in der *Lopadorhynchus*-Monographie enthaltenen Ausführungen in ihren Hauptzügen bekannt sind, und andererseits die Discussionen darüber ebenfalls eine nicht unbeträchtliche Litteratur hervorgerufen haben, so will ich mich auch in diesem Falle nicht nur in der Darlegung des Standpunktes KLEINENBERG's kurz fassen, sondern auch von der Wiedergabe jener Discussionen, ob pro oder contra, ganz Abstand nehmen. Letztere Unterlassung wird um so weniger zu bedeuten haben, als ja für den Fall, dass KLEINENBERG's Begründung seines Standpunktes im Anschlusse an frühere Opponenten hier als unhaltbar nachgewiesen werden kann (und dies ist der Fall), auch alle Discussionen darüber ihr Hauptinteresse verloren haben.

Nachdem sich KLEINENBERG (86 pag. 1—19) gegen die HAECKEL'sche Gastræa- und die HERTWIG'sche Cölomtheorie ausgesprochen, gedenkt er der hauptsächlich durch HATSCHEK geförderten Ableitung des Mesoderms von Polzellen und macht dieser gegenüber geltend, dass 1. bei sehr vielen Thieren solche Zellen überhaupt nicht vorkommen, dass 2. bei *Amphioxus* trotz des Vorhandenseins von Polzellen[1] der größte Theil des Mesoderms aus Falten des Entoderms hervorgeht, und 3. endlich sagt er (l. c. pag. 10): »Dazu kommt, dass in keinem der Fälle, wo die Polzellen als alleinige Quellen des Mesoderms hingestellt wurden, der Zusammenhang der angeblich von den Polzellen gelieferten Elemente mit den Anlagen aller bleibenden Organe überzeugend klargelegt werden konnte: ich muss mich daher auch gegen diesen Versuch, die Einheit des Mesoderms zu begründen, ablehnend verhalten.«

»Führen selbst«, so fährt KLEINENBERG fort, »die resolutesten Einheitsbestrebungen an einen Punkt, wo sich das Mesoderm in verschiedenartige primäre Anlagen auflöst, und wird dies von Forschern, die weniger von vorgefassten Lösungen der Frage beeinflusst sind, öfter und öfter behauptet, dann drängen die Thatsachen im Ganzen genommen von selbst dahin, das Mesoderm nicht als Keimblatt, sondern als eine Bildung aufzufassen, in welcher genetisch ungleichwerthige Bestandtheile nur scheinbar in eine einheitliche Masse vereinigt sind«.

Also: Es giebt gar kein mittleres Keimblatt.

Als gedrängteste und zugleich schärfste Zusammenfassung seines

[1] Dieser Einwurf ist inzwischen hinfällig geworden, indem neuere Untersuchungen über die früheste Entwicklung von *Amphioxus* wahrscheinlich gemacht haben, dass die fraglichen Zellen mit »Polzellen« gar nichts zu thun haben.

Standpunktes sei noch der folgende Passus aus dem Schlusse seiner Darstellung (l. c. pag. 17) hervorgehoben:

»Die ausgebildeten Cölenteraten besitzen kein Mesoderm und demgemäß erscheint auch das mittlere Keimblatt der Embryonen höherer Metazoen als ein bloß conventioneller, den Thatsachen nicht entsprechender Begriff. Was man bisher so nannte, ist entweder die Summe unabhängiger heterogener Anlagen, die im Bereich der primären Keimblätter entstehen, oder eine einzige Anlage eines bestimmten Gewebes oder Organs, die eventuell theilweiser Umbildung unterliegt. Am häufigsten sind mächtige ectodermale Muskelanlagen und paarige Anhänge des Urdarms zum mittleren Keimblatt gemacht worden. Die Frage nach der Homologie des sogenannten Mesoblasts in den verschiedenen Thierclassen beruht auf der Voraussetzung des Vorhandenseins eines Nichtvorhandenen, und fällt daher von selbst weg. Die Homologie der Organe muss in jedem Falle, mit Berücksichtigung etwaiger Substitutionen, durch die genetischen Beziehungen zu den beiden Blättern des Cölenteratenkörpers festgestellt werden. Ectoderm und Entoderm sind die ursprünglichen Grundlagen aller Gewebe und Organe — die Geschlechtszellen wahrscheinlich ausgenommen — bei den Cölenteraten: eben so verhält sich das Ectoderm und das Entoderm der Entwicklungsformen« etc.

Der erste Einwurf Kleinenberg's, dass nämlich bei sehr vielen Thieren Polzellen überhaupt nicht vorkämen, hat, seitdem er niedergeschrieben worden, viel von seinem Gewichte verloren, indem eben in dem Maße, als die embryologischen Untersuchungen die frühesten Stadien überhaupt berücksichtigen, auch Polzellen nachgewiesen werden. Es genügt in dieser Hinsicht an die zahlreichen, allein in dieser Abhandlung erwähnten Fälle im Kreise der Anneliden und Mollusken zu erinnern. So verbreitet ist dieser Modus der Mesoblastbildung, dass viele Forscher (vergl. insbesondere Rabl 89 pag. 93—96) zur Ansicht gelangt sind, dass der andere sicher nachgewiesene Modus, nämlich der durch Urdarmdivertikel, lediglich als ein secundärer, vom ersteren abzuleitender Modus zu betrachten sei, und ich kann mich dieser Ansicht nur anschließen.

Auch der weitere die Polzellen betreffende Einwurf, dass in keinem Falle der Zusammenhang der von ihnen gelieferten Elemente mit den Anlagen der bleibenden Organe überzeugend klargelegt werden konnte, ist hinfällig geworden, indem verschiedene Arbeiten der letzten 2 Jahrzehnte einen solchen Zusammenhang kaum mehr als zweifelhaft erscheinen

lassen konnten, und zum Überflusse darf ich wohl auch auf meine im ersten Theil dieser Abhandlung enthaltene Darstellung der Mesoblastentwicklung von *Capitella* hinweisen, in der ja die Umwandlung der Cöloteloblasten in die Somite sowie die Umwandlung der Pädoteloblasten in die larvale Muskulatur etc. Schritt für Schritt nachgewiesen werden konnte.

Kleinenberg's Auffassung der Mesoblastgenese war durch zweierlei bedingt: erstens nämlich durch theoretische Erwägungen auf Grund der Neuromuskeltheorie sowie des Axioms, dass alle Gewebe und Organe lediglich aus den beiden Blättern des Cölenteratenkörpers herzuleiten seien, und zweitens durch die thatsächlichen Ergebnisse seiner embryologischen Untersuchung von *Lopadorhynchus*.

Die letzteren in Bezug auf viele andere Probleme der Entwicklungsgeschichte so bedeutenden Ergebnisse müssen nun speciell in Bezug auf die Mesoblastgenese als geradezu todtgeboren bezeichnet werden; denn sie stützen sich nicht etwa auf das, woran allein die ursprünglichen Organanlagen zu erkennen sind, nämlich auf das sich furchende Ei, sondern auf ein in der Entwicklung schon weit fortgeschrittenes Larvenstadium, das über den Ursprung dieser Organanlagen schlechterdings nichts mehr zu offenbaren vermag.

So kam Kleinenberg dazu, die secundäre Verschmelzung von Bauchplatten und Cölomesoblast (oder nach seiner Terminologie von Neuralplatte und Muskelplatte) für einen ursprünglichen Zustand zu halten; so kam er dazu, zu schreiben (l. c. pag. 29): »die Platten [nämlich das was er Bauchplatten nennt] haben sich parallel zur Oberfläche in zwei Schichten gespalten, eine innere, die Muskelplatte, und eine äußere, die Neuralplatte«, während in Wahrheit, wie bei *Capitella* in überzeugendster Weise verfolgt werden konnte, die Muskelplatte (unser Cölomesoblast) anfangs vollkommen frei im Dotter liegt und erst nachträglich so nahe an das Ectoderm (also an Kleinenberg's Neuralplatte oder an unsere Bauchplatten) rückt, dass der Schein entsteht, als ob sie ein Spaltungsproduct dieser Ectodermpartie darstellte.

Wenn ich nun aber auch nach alle dem Kleinenberg's Versuch, die mesodermalen Organe von den fertigen, dem Ectoderm und Entoderm der Cölenteraten entsprechenden Keimblättern abzuleiten, für verfehlt halten muss, so stimme ich doch theilweise mit ihm in denjenigen Überlegungen überein, die ihn zu dem etwas

paradox formulirten Satze geführt haben: es giebt gar kein mittleres Keimblatt.

Am Ende der *Lopadorhynchus*-Monographie (l. c. pag. 224 figurirt der Satz: ». . . und auch die Keimblätter bekommen nur dann tiefere Bedeutung, wenn man sie als functionirende Organe der ersten Metazoen auffasst.« Das heißt, das äußere und innere Keimblatt recapituliren Ectoderm und Entoderm der Cölenteraten, ein wohl von den meisten Forschern gutgeheißener Schluss.

Nun, dass es jemals ein mittleres Blatt gegeben habe, welches als solches (nämlich vor der Entstehung secundärer und tertiärer Organe) ähnlich wie die beiden Grenzblätter fungirt hat, mit anderen Worten, dass die heutigen Embryonen nach Ausbildung des Mesoblasts eben so einen dreiblättrigen, wie zuvor nach Ausbildung des Ecto- und Entoderms einen zweiblättrigen Thiertypus recapituliren, das halte auch ich für ausgeschlossen.

Wenn es aber auch kein mittleres Keimblatt oder Mesoderm in diesem Sinne giebt, so giebt es doch unzweifelhaft eine von den Grenzblättern unabhängige Anlage der mesoblastischen Organe; wenn es kein Mesoderm giebt, so giebt es doch einen Mesoblast, und zwar haben sich als früheste ontogenetische Stufen desselben ergeben: die bald von den Makromeren oder Mikromeren, bald von beiden zugleich abstammenden Polzellen oder Teloblasten.

Und da auch für diese Organanlagen, ähnlich wie für das äußere und innere Keimblatt, der Satz gilt, dass sie nur dann tiefere Bedeutung bekommen, wenn man sie als functionirende Organe der ersten Metazoen auffasst, so entsteht nun die Frage: was waren ursprünglich die Polzellen, welchen Zustand recapituliren sie, oder mit welchen Organen der niederen heutigen Metazoen lassen sie sich vergleichen?

Die Antwort auf diese Fragen hat vor nun mehr als zwei Jahrzehnten schon in einer seiner Erstlingsarbeiten Hatschek in überaus treffender Weise gegeben. In seiner Abhandlung über die Entwicklung von *Pedicellina* (77 pag. 544) sagt er nämlich:

»Wenn wir uns der Rabl'schen Anschauung anschließen, dass die Entstehung des Mesoderms aus bloß zwei Zellen, wovon jeder Körperseite nur eine angehört, das ursprüngliche Verhalten bei der Entwicklung der Bilaterien bilde, und auch auf ein ähnliches phylogenetisches Stadium zu beziehen sei, so müssen wir, wenn wir

consequent auch bei der Stammform die Entstehung der Geschlechtszellen aus dem Mesoderm annehmen, diese zwei Zellen selbst als die Fortpflanzungszellen jenes Stadiums ansehen.

Während bei den einzelligen Infusorien der Zellenleib alle Functionen der Bewegung, des Stoffwechsels etc. und auch der Fortpflanzung verrichtet, bei den zweiblättrigen Cölenteraten vielleicht noch alle Zellen des Körpers befähigt sind, in einem gewissen Stadium der Entwicklung ihre anderweitigen Functionen aufzugeben und zur Fortpflanzung des Individuums zu dienen, — scheint bei der Stammform der Bilaterien eine Theilung der Arbeit zwischen Fortpflanzungszellen und den anders functionirenden Zellen eingetreten zu sein. Ich zweifle daran, dass die zwei ursprünglichen Zellen des Mesoderms andere Functionen als die der Fortpflanzung gehabt haben. Ich glaube vielmehr, dass erst im weiteren Verlaufe der Stammesgeschichte Abkömmlinge dieser Mesodermzellen zu contractilen Elementen umgewandelt wurden und ihre Bedeutung als Fortpflanzungszellen verloren.

Dieser phylogenetischen Entwicklung entsprechen auch die ontogenetischen Vorgänge. Ich will nach eigenen Untersuchungen ein Beispiel anführen. Bei *Lumbricus*, wo man besonders schön die histiogenetischen Processe verfolgen kann, sieht man bei Bildung der Keimblätter Ectoderm- und Entodermzellen charakteristische Veränderungen eingehen. Die Mesodermzellen aber behalten gerade so wie bei *Pedicellina* und *Unio* ihre Rundung und auch die Protoplasmabeschaffenheit der Furchungszelle oder in letzter Instanz der Eizelle. Auch die Descendenten der zwei Mesodermzellen zeigen genau dieselbe Beschaffenheit. Sie liegen in zwei Strängen angeordnet, an deren hinterem Ende die zwei großen Stammzellen des Mesoderms, nach jeder Theilung wieder zu ihrer ursprünglichen Größe und Beschaffenheit heranwachsend, sich befinden. Die Mesodermstränge zerfallen in Ursegmente und aus diesen bilden sich stark lichtbrechende langgezogene Muskelzellen, viel verästelte Wanderzellen, hohle flimmernde Wassergefäße, immer aber bleibt noch ein Rest in jedem Segmente zurück, an dem man die ursprüngliche Form und Structur der Zellen beobachten kann. Diese Zellen, die in directer Descendenz von der Eizelle ihre Form und Structur unverändert beibehalten haben, repräsentiren wahrscheinlich die Anlage der Geschlechtszellen, wenn sie auch bei den Lumbriciden nur in wenigen Segmenten zur definitiven Ausbildung gelangen. — So sehen wir, dass die Geschlechtszellen das Bleibende, Unveränderte und gleichsam

ursprünglich Bestehende sind, während die andern vom Mesoderm gelieferten Organe sich secundär differenziren.

Die ursprüngliche Zweizahl der Mesodermzellen scheint mir die phylogenetische Bedeutung der ersten Mesodermanlage als bloße Geschlechtszellen zu begründen. Der Ausschluss jeder anderen gleichzeitigen Function scheint mir aus den oben angeführten Gründen wahrscheinlich.«

Diese Ableitung der Polzellen von Geschlechtszellen erscheint mir auch heute noch als die weitaus zutreffendste. Unrichtig ist nur, weil ja Alles für eine ursprünglich radiale Anordnung spricht, dass Hatschek (wohl im Hinblick auf die Bilaterie) die Zweizahl der Polzellen so sehr betonte, und unnöthig war es ferner, für die Arbeitstheilung zwischen Fortpflanzungszellen und Somazellen eine unbekannte Stammform der Bilaterien vorauszusetzen, da wir doch diese Arbeitstheilung schon im Kreise der Cölenteraten verwirklicht sehen.

Hatschek selbst dagegen hat inzwischen seinen fruchtbaren Gedanken wieder fallen lassen, um sich Denjenigen anzuschließen, die den Mesoblast vom Entoderm ableiten. So sagt er in seinem Lehrbuche (88 pag. 70):

»Das Mesoderm ist durchaus nicht in allen Phylen von homologer Bedeutung, obzwar es überall durch Sonderung vom primären Entoderm entsteht.« Sodann l. c. pag. 73: »... bei den Anneliden entsteht das Mesoderm dadurch, dass zwei Entodermzellen, die am Protostomrande paarig, die eine rechts, die andere links von der Medianebene gelegen sind, aus dem Verbande des Entoderms sich sondern und zwischen die beiden primären Blätter als paarige Urmesodermzellen hineinrücken.« Weiter l. c. pag. 76: »Die Frage, welcher Bildungsmodus des Mesoderms bei den Heteraxoniern der ursprünglichere sei, lässt sich noch nicht mit Sicherheit beantworten. Doch ist es in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Abfaltung der ursprünglichere Fall sei. Die zwei Urmesodermzellen würden den Cölomsäcken entsprechen, von welchen sie durch Reducirung der Anzahl der Zellen abgeleitet wären.«

Und so wiederholt sich in Bezug auf die Frage nach der Genese des Mesoblasts derselbe paradoxe Fall, wie bei der Frage nach der Genese des Nervensystems, dass nämlich Hatschek, nachdem er für mehr Formen als irgend ein anderer Forscher die Selbständigkeit der mesodermalen Polzellen nachgewiesen und überdies ihre phylogenetische Abstammung von Geschlechtszellen vertreten hatte, gleich-

wohl den Mesoblast vom Entoderm ableitet und — die Mesoblastbildung durch Urdarmdivertikel für den ursprünglichen Modus hält. Da es mir nun viel leichter fällt, der Vorstellung zu folgen, dass die so früh in dem sich furchenden Eie auftretenden Polzellen aus Geschlechtszellen hervorgegangen sind, als jener, dass sie die Residua einstiger Darmdivertikel recapituliren, so halte ich mich auch lieber an die Ausführungen Hatschek's vom Jahre 1877, als an jene vom Jahre 1888.

Nicht wenig zu Gunsten dieser von mir bevorzugten Auffassung scheint mir der Umstand zu sprechen, dass unabhängig von Hatschek noch ein anderer Forscher, der sich viel mit Embryologie beschäftigt hat, dazu kam, die ersten Mesodermzellen von Geschlechtszellen abzuleiten, nämlich Rabl, und da dieser in seiner Begründung Gesichtspunkte geltend macht, die jene von Hatschek angeführten zu ergänzen und zu verstärken im Stande sind, so will ich auch die betreffenden Sätze Rabl's wörtlich hier zum Abdruck bringen. In seiner Entwicklung der Tellerschnecke (79 pag. 603) heißt es:

»Was die phylogenetische Bedeutung der ersten Mesodermzellen betrifft, so bin ich im Laufe der Zeit zu einer, von meiner ursprünglichen etwas verschiedenen Auffassung gelangt. Schon Hatschek hat aus seinen Befunden an *Pedicellina* den Schluss gezogen, dass die ersten Mesodermzellen Geschlechtszellen gewesen seien und also zur Fortpflanzung gedient haben, wozu sie sich wegen ihrer indifferenten Beschaffenheit ganz besonders geeignet hätten. Zu ganz demselben Schlusse bin auch ich, wiewohl auf ganz anderem, erst im dritten Abschnitte zu erörterndem Wege gelangt. Ich muss daher meine ursprüngliche Ansicht, dass die ersten Mesodermzellen muskulöse Elemente gewesen seien, fallen lassen und glaube vielmehr, dass dieselben gerade so wie ontogenetisch auch phylogenetisch eine neutrale, indifferente Beschaffenheit besessen haben, dass sie also gewissermaßen in dem Stadium der ungefurchten Eizelle stehen geblieben sind und daher ganz besonders die Fähigkeit besessen haben, einem neuen Organismus, ähnlich dem, welchem sie selbst angehörten, den Ursprung zu geben. In der That ist es viel leichter, sich vorzustellen, dass die verschiedenen Gewebe, welche dem mittleren Keimblatt entstammen, sich aus ursprünglich ganz indifferenten Anlagen entwickelt haben, als sich zu denken, dass so verschiedenartige Gewebe, wie die Gewebe der Nieren, der Muskulatur und der Bindesubstanzen aus ursprünglich muskulösen Elementen hervorgegangen seien.«

Im Gegensatze zu Hatschek ist Rabl, wie aus folgendem Passus in der Theorie des Mesoderms (89 pag. 210) hervorgeht, bei seiner Auffassung stehen geblieben. Es heißt da:

»Eben so bleibt es jedem Einzelnen überlassen, darüber Speculationen anzustellen, was für eine functionelle Bedeutung die Urzellen des Mesoderms bei den ersten Bilaterien wohl gehabt haben mögen. Hatschek und ich haben die Vermuthung ausgesprochen, dass sie, wenn sie vielleicht auch nicht geradezu Geschlechtszellen waren, so doch die Geschlechtsproducte geliefert haben dürften. Diese Vermuthung scheint mir auch heute noch trotz der von einigen Seiten dagegen erhobenen Bedenken eine große Wahrscheinlichkeit für sich zu haben.«

Unbegreiflich ist mir nur, wie Rabl nach wie vor diese Abstammung der Polzellen von Geschlechtszellen für wahrscheinlich halten und zugleich in so fanatischer Weise auch ihre Abstammung vom Entoderm verfechten kann, um so unbegreiflicher in Anbetracht dessen, dass es überdies Rabl ist, dem wir den ersten Versuch verdanken, die Mesoblastbildung durch sog. Darmdivertikel als eine Modification derjenigen durch Polzellen verständlich zu machen. Und eben so wenig vermag ich zu begreifen, warum Rabl fortfährt, auf die Zweizahl der Polzellen ein so hohes Gewicht zu legen.

In sehr selbständiger Auffassung hat endlich noch in seinem vortrefflichen Aufsatze über die Abstammung der Anneliden E. Meyer seine Übereinstimmung mit der Ableitung des Cölomesoblasts von Geschlechtszellen zum Ausdruck gebracht, wie aus folgender Stelle seiner Schrift (90 pag. 306) hervorgeht:

»Solche Urgeschlechtszellen nun werden die Anlagen des secundären oder cölomatischen Mesoderms ursprünglich gewesen sein und gehören daher eben so keinem von den beiden primären Keimblättern wirklich an, sondern sind bloß am Anfange der ontogenetischen Entwicklung der Metazoen eine Zeit lang zwischen die Elemente des einen oder des anderen Blattes einfach eingeschaltet, wo wir sie von ihrer Umgebung nur nicht zu unterscheiden vermögen. Dabei ist es einerlei, ob sie nachher als Polzellen in die primäre Leibeshöhle hineinrücken oder vorläufig in ihrer ersten Umgebung verharrend, entweder von hier aus in das Blastocöl hineinwuchernde Zellcomplexe liefern oder sich in situ vermehrend zuerst epitheliale Flächenbezirke bilden, welche sich nachträglich in toto aussacken und abschnüren. Hiernach wird wenigstens für das cölomatische Mesoderm der Streit, ob es vom Ectoderm oder Entoderm herrührt, ganz und gar überflüssig.

Da die Urgeschlechtszellen ursprünglich wohl auf der Grenze zwischen dem äußeren und inneren Blatte lagen, wo ihnen zugleich günstige Ernährungsbedingungen und die Möglichkeit geboten war, ihre Derivate auf dem kürzesten Wege ins Freie zu befördern, so konnten sie später von hier eben so leicht ins Ectoderm wie ins Entoderm gerathen.«

Ich lege besonderen Werth darauf, dass hier endlich einmal der, wie mir scheint, unabweisliche Schluss gezogen wird, dass mit der Ableitung der Polzellen von Geschlechtszellen ein weiteres Streiten darüber, ob der Mesoblast (wenigstens der Cölomesoblast nach Meyer) vom Ecto- oder Entoderm abstamme, vollkommen überflüssig ist. Meyer stützt sich hierbei mit Recht auf »die geistreiche Idee Kleinenberg's, dass die Geschlechtszellen nicht von den Keimblättern herrühren«. Wir haben aber im Vorhergehenden zu erweisen gesucht, dass auch schon allein das Verhalten der Polzellen ein derartiges ist, dass sie, ohne den Thatsachen Gewalt anzuthun, weder als Producte des Ecto- noch als Producte des Entoderms hingestellt werden können.

Nur wenige Forscher scheinen sich gegen die Herleitung des Mesoblasts von Geschlechtszellen ausgesprochen zu haben. Rabl (89 pag. 211) erwähnt Metschnikoff und Kleinenberg als solche. Es gelang mir nicht, die betreffende (von Rabl leider nicht citirte) Stelle in Metschnikoff's Schriften aufzufinden, die er im Sinne hat, so dass ich mich darauf beschränken muss, allein der mir wohl bekannten Ausführungen Kleinenberg's zu gedenken.

Dass Kleinenberg, der jede seiner Theorien oder Hypothesen scharf bis zu Ende dachte, und der daher auch consequent seine Schlüsse zog, den Mesoblast nicht von den beiden Keimblättern und zugleich auch von Geschlechtszellen abzuleiten vermochte, liegt auf der Hand. Aber die in allen seinen Schriften so wohlthuend berührende, jedem Fanatismus abholde sachliche Objectivität hat er auch in diesem Falle bewahrt, so sehr bewahrt, dass man ihn auf Grund seiner Zugeständnisse nicht nur als Gegner, sondern auch als Förderer der von ihm bekämpften Lehre aufzuführen hat. Er sagt nämlich (86 pag. 14): »Hatschek hat gesagt, dass die primären Mesoblasten, von denen er das ganze Mesoderm ausgehen lässt, ursprünglich Geschlechtszellen — also wohl Eier — waren. Das ist ein geistreicher Gedanke, der mir besonders sympathisch sein muss. Denn ich glaube, dass die Geschlechtszellen nicht von den Keim-

blättern herrühren; sie bestanden nämlich schon gesondert in den locker gefügten und von gleichartigen Zellen zusammengesetzten Vorfahren der Cölenteraten, bevor die Anordnung der Zellen in Ectoderm und Entoderm vollzogen war. Damit würde das Auftreten der Mesoblasten noch während der Furchung gut übereinstimmen. Allein die Ausführung jener Idee stößt auf wesentliche theoretische und empirische Schwierigkeiten. Hatschek sagt nicht, wie er sich den Übergang von Geschlechtszellen zu einzelnen physiologisch bestimmten Geweben denkt.« Ferner l. c. pag. 15: »Es ist also nöthig, von der eigentlichen Functionssphäre der Eizellen auszugehen, und da bekommt die Sache ein ziemlich phantastisches Aussehen. Die Eier würden ihrer Tendenz zur Erzeugung neuer vollständiger Individuen folgen, die Embryonen blieben aber im mütterlichen Organismus zurückgehalten und erlitten dabei die vollständige Unterdrückung aller ihrer Theile, bis auf den einen, der zu irgend welchem mesodermalen Gewebe und damit integrirender Bestandtheil des Mutterorganismus wird. Dazu kommt noch, dass die Eier, da sie doch nur das, was hinter ihnen liegt, durch Vererbung übertragen, nicht ohne Weiteres neue Organisationsverhältnisse schaffen können; es müsste also ein langwieriger innerer Anpassungsprocess auf die Überbleibsel der Embryonen einwirken, und damit wären so unentwirrbare Zustände gegeben, dass der Gedanke allen heuristischen Werth verliert.«

In Bezug auf Kleinenberg als Förderer ist seine Einsicht hervorzuheben, dass der Gegensatz von Geschlechtszellen und Somazellen schon bei den Vorfahren der Cölenteraten bestand, und dass daher auch von einer Ableitung der Geschlechtszellen (resp. der Polzellen, wenn man sie von Geschlechtszellen abstammen lässt) von den Keimblättern keine Rede sein kann.

In Bezug auf Kleinenberg als Gegner ist zu bemerken, dass seine Einwürfe sehr schwer wiegen würden für den Fall, dass seine Voraussetzungen zuträfen. Dies ist nun aber keineswegs der Fall. Kleinenberg stellt die Sache so dar, als ob sich die Geschlechtszellen als solche ohne Weiteres in alle die mannigfaltigen Gewebe umzuwandeln gehabt hätten, die wir als Mesoblast zusammenfassen, und da erhält die Sache allerdings ein ziemlich phantastisches Aussehen. Aber so hat sich das doch wohl Niemand vorgestellt. Allen, die diese Lehre vertreten — und auch Kleinenberg selbst — war bekannt, dass die den Geschlechts-

zellen verglichenen Polzellen oder Teloblasten sich zunächst als solche vermehren, so lange vermehren, bis sie im Embryo zu Strängen geworden sind, in denen sich ein Hohlraum ausbildet, Strängen, in denen wir die Recapitulation eines Gonadengewebes erblicken, ähnlich wie es heute noch gewisse Thiergruppen zeitlebens darbieten (vergl. Meyer 90 pag. 306). Also nicht die Geschlechtszellen als solche, sondern ihr Product, das Gonadengewebe, hat man bei den Überlegungen darüber, wie sich die mesoblastischen Gewebe differenzirten, zu Grunde zu legen. Und warum von einem derart epithelartig angeordneten und bereits bis zu einem gewissen Grade differenzirten Zellcomplexe nicht eben so gut Epithelmuskelzellen sich herauszubilden vermocht haben sollen, wie aus einer Neuromuskelplatte oder aus einem Darmdivertikel, das vermag ich nicht einzusehen. Geradezu überwältigend gestaltet sich aber die Sache zu Gunsten unserer Vorstellungsweise, wenn man die weiteren Differenzirungen dieses Gonadengewebes, nämlich seine Gliederung in Somite (Geschlechtsfollikel), sowie die Bildung der Nephridien, Geschlechts- und Blutzellen ins Auge fasst, Differenzirungen, die sich alle zwanglos conform ihrem ontogenetischen Verlaufe auch phylogenetisch ableiten lassen, wogegen eben dieser Ableitung die größten Schwierigkeiten im Wege stehen, wenn man eines der beiden Keimblätter oder beide als Ausgangspunkt zu setzen versucht.

Es bleibt mir noch übrig, die Frage zu erörtern, wie sich mit der postulirten Abstammung von Geschlechtszellen die zwiespaltige Anlage des Mesoblasts verträgt, das heißt, ob wie der Cölomesoblast, so auch der Pädomesoblast auf solche Zellen zurückgeführt werden kann.

So weit meine Kenntnis reicht, hat nur Ein Autor eingehend diese Frage erwogen, nämlich E. Meyer. Er unterscheidet (l. c. pag. 298) primäres Mesoderm oder embryonales Mesenchym (unser Pädomesoblast) und secundäres oder cölomatisches Mesoderm (unser Cölomesoblast). Nur den Cölomesoblast oder die Polzellen desselben lässt er von Geschlechtszellen abstammen. In Bezug auf den Pädomesoblast dagegen hegt er die Ansicht (l. c. pag. 307), »dass das embryonale Mesenchym morphologisch keine einheitliche Bildung ist, sondern vielmehr die Summe von undifferenzirten Anlagen sehr verschiedener Organe und Gewebe vorstellt, welche ursprünglich ganz

unabhängig von einander, dort wo eben nöthig, vom Ectoderm oder vom Entoderm aus entstanden waren.«

Man sieht, dass hier Autor für den Pädomesoblasten ungefähr dieselbe Auffassung vertritt, wie KLEINENBERG für das gesammte Mesoderm, und da ist es gewiss bezeichnend, dass die thatsächlichen Befunde, auf die MEYER in erster Linie seine Ansicht stützt, bei der Nachuntersuchung der *Lopadorhynchus*-Larve gewonnen wurden. Während er auf Grund eben dieser Nachuntersuchung zur Überzeugung gelangte, dass das, was KLEINENBERG als Neuromuskelanlage des Rumpfes deutete, in Wirklichkeit zwei verschiedene, nur dicht zusammengedrängte Bildungsherde, nämlich die des bleibenden Rumpfnervensystems und die des secundären Mesoderms darstellt, hält er dafür, dass jene kleineren zerstreuten Neuromuskelanlagen, die nach KLEINENBERG außer der Hauptanlage vorhanden sind, das Mesenchym liefern.

Ich habe nun die feste Überzeugung, dass sobald es einmal gelingen wird, die *Lopadorhynchus*-Entwicklung ab ovo zu verfolgen, sich diese Mesenchymanlagen der Larve als eben solche nur secundär zusammengedrängte Bildungsherde erweisen werden, wie die cölomatischen Anlagen, und dabei gründet sich meine Überzeugung auf die Thatsache, dass überall, wo diese sog. Mesenchymanlagen (Pädomesoblasten) ab ovo verfolgt werden konnten, also bei *Unio*, *Crepidula*, *Physa* und *Capitella*, sie nicht erst vom fertigen Ecto- oder Entoderm abgespalten, sondern ganz eben so wie die Cölomesoblasten von bestimmten Furchungszellen gesprosst werden.

Wenn ich auch selbst in dieser Abhandlung den Unterschied zwischen Pädomesoblast und Cölomesoblast im Hinblicke darauf, dass beide von ganz verschiedenen Furchungszellen, nämlich der eine von den Pädoteloblasten und der andere von den Cöloteloblasten, abstammen, scharf zum Ausdrucke gebracht habe, und zwar aus dem Grunde, weil es mir für die Förderung unserer Einsicht immer besser erschienen ist, Verschiedenheiten, die thatsächlich noch eines allgemeinen Nachweises bedürfen, zunächst scharf zu betonen, so lag mir es doch fern, dabei an einen Gegensatz zu denken, der die Abstammung der beiderlei Teloblasten von einem gemeinsamen Dritten ausschlösse. Es genügt ja auf die zahlreichen, besonders im Hinblick auf die HERTWIG'sche Cölomtheorie in der Litteratur hervorgehobenen Fälle hinzuweisen, die darthun, wie aus dem Verbande der cölomesoblastischen Stränge Zellen ausscheiden und einen pädomesoblastischen oder mesenchyma-

tösen Charakter annehmen können, um die Relativität des fraglichen Gegensatzes zu erweisen. Und als eines hierfür ganz besonders instructiven Falles sei auch noch der Thatsache gedacht, dass die Cölomeloblasten, nachdem sie bei *Capitella* (vergl. pag. 57) aufgehört haben Zellen zu sprossen, selbst nicht etwa die weitere Entwicklung der von ihnen gelieferten Cölomesoblaststränge mitmachen, sondern Fortsätze bilden und sich weiterhin ganz wie Pädomesoblastzellen verhalten.

Es liegt demnach kein Grund vor, der uns abzuhalten vermöchte, die beiderlei Teloblasten gleicher Weise von Geschlechtszellen abzuleiten.

Da die Pädoteloblasten vorwiegend mesoblastische Organe der Larve und die Cölomeloblasten solche des definitiven Thieres aus sich hervorgehen lassen, so können wir die beiderlei Teloblasten als Differenzirungsproducte eines ursprünglich Gleichartigen betrachten, einerlei, ob man sich nun diese Differenzirung als einen synchronischen Process oder aber als einen derartigen vorzustellen hat, dass in dem Pädoteloblaste phylogenetisch ältere, in dem Cölomeloblaste dagegen jüngere Zustände recapitulirt werden, worüber ja erst weitere Forschungen Aufschluss zu geben im Stande sein werden.

4. Die multiplen Somite und die Grenzen der Kopfregion.

Ähnlichkeit des Verhaltens der multiplen Somite der vordersten Körperregion bei Anneliden und Vertebraten. Verwahrung gegen eine einseitige Verwerthung des Verhaltens bei Anneliden durch die Gegner einer Metamerie des Vertebratenvorderkopfes. Rabl's Verfahren bei der Definition des Ursegments unzulässig. Richtigstellung dieser Definition. Die Frage, ob die multiplen Somite wahre Somite sind, durch Rabl's Definition gar nicht berührt. Die Voraussetzung, dass die multiplen Somite von Capitella keine wahren Somite sind, stößt auf unüberwindliche Schwierigkeiten. Die Schwierigkeiten der entgegengesetzten Voraussetzung lassen sich durch die Hypothese, dass den multiplen Somiten einst Segmente der Bauchplatten entsprachen, erklären.

Im ersten Theil dieser Arbeit (vergl. pag. 61, 62, 71 und 76) sowie im Anfange dieses Abschnittes (vergl. pag. 190) wurde bei der Beschreibung der Segmentirung der Cölomesoblaststränge hervorgehoben, dass vom 2. Somasegmente an bis zur Sprossungszone je einem Bauchplattensegment ein Somit entspricht, dass hingegen

auf das Mundsegment bald 3, bald 4 Somite kommen. Ferner, dass die neuralen Theile dieser multiplen Somite ganz so wie die nachfolgenden sich aushöhlen, um die vordersten Cölomabschnitte zu liefern, dass dagegen die hämalen Portionen derselben zuvorderst die cerebroparietalen Muskeln und weiterhin die Rüsselmuskeln bilden.

Wenn schon der Process der Somitbildung bei Anneliden überhaupt dazu angethan ist, an den gleichnamigen Process bei Vertebraten zu erinnern, so wird das Übereinstimmende dieser beiderseitigen Processe noch gesteigert durch die Thatsache, dass bei Anneliden aus rostral gelegenen Somiten eben so zum Theil das Cölom des Kopfes sowie des Mundsegments und zum anderen Theil cerebro-parietale und Rüsselmuskeln, wie aus rostral gelegenen Somiten der Vertebraten (den Forschungen Balfour's, Marshall's und van Wijhe's etc. zufolge) Kopfhöhlen, sowie Kiemen-, Kiefer- und Augenmuskeln hervorgehen. Und noch eine weitere Steigerung des Übereinstimmenden liegt endlich darin, dass diese vordersten Somite bei Anneliden einen ähnlich multiplen Charakter aufweisen, wie diejenigen gewisser Vertebraten, entsprechend den Nachweisen Dohrn's, die durch Killian in der Hauptsache bestätigt wurden[1].

Ich hebe nun diese Übereinstimmung nicht etwa aus dem Grunde hervor, um zu Gunsten der in einer früheren Publication auch von mir vertretenen Abstammung der Vertebraten von Anneliden ähnlichen Thieren neue Beweisstücke ins Feld zu führen (denn ich habe es hier, in so weit als ich auf phylogenetische Probleme überhaupt eingehe, nur mit solchen zu thun, welche die Abstammung der Anneliden selbst betreffen), sondern vielmehr desshalb, weil selbst Diejenigen, welche sich gegen jedweden phylogenetischen Zusammenhang der beiderseitigen Processe ablehnend verhalten, doch das morphologisch Congruente desselben ins Auge fassen und in einseitiger Weise verwerthen könnten.

Die Thatsache — so dürfte etwa diese Verwerthung lauten —, dass in einer anderen, ebenfalls durch metamerische Gliederung ausgezeichneten Thiergruppe, wo von einem Aufgehen zahlreicher Seg-

1 In Bezug auf die in Betracht kommende Litteratur verweise ich auf das übersichtliche Referat Froriep's: Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Anatomische Hefte II. Abtheilung »Ergebnisse« 1892.

mente in der Kopfregion noch gar keine Rede sein kann, gleichwohl der rostrale Abschnitt des Mesoblasts in multiple Somite zerfällt, beweist, dass man auch bei den Vertebraten kein Recht hat, aus dem Vorkommen multipler Somite auf eine entsprechende Metamerie zu schließen.

Während darüber, dass die Somite des Hinterkopfes der Vertebraten den Rumpfsomiten gleichwerthig seien, vollkommene Einigkeit herrscht, besteht in Bezug auf die Frage nach der Metamerie des Vorderkopfes eine tief gehende Meinungsverschiedenheit: VAN WIJHE, DOHRN, KILLIAN und JULIA PLATT, die im Vorderkopf eine mehr oder weniger große Zahl wahrer Somite annehmen, auf der einen, und GEGENBAUR, FRORIEP und KASTSCHENKO, die diese Segmentirung der des Hinterkopfes nicht für homodynam halten, sowie RABL, der eine Segmentirung überhaupt leugnet, auf der anderen Seite.

RABL speciell präcisirt seinen Standpunkt neuerdings (92 pag. 133) so: »Ich verlange von einem Urwirbel, gleichviel ob er dem Rumpf oder dem Kopf angehört, dass er ein Stück des dorsalen — und nur des dorsalen — Mesoderms bilde und dass er in derselben Weise, wie ich dies für die Urwirbel des Rumpfes nachgewiesen habe, in ein Myotom (Hautmuskelplatte) und ein Sklerotom sich sondere. In keinem dieser Punkte stimmen aber die angeblichen Urwirbel des Vorderkopfes mit den Urwirbeln des Rumpfes überein. Die unvollständig von einander getrennten Fragmente, in welche das Mesoderm des Vorderkopfes zerfällt, haben daher auch, meiner Ansicht nach, mit wahren Urwirbeln nichts zu thun.«

Wenn es mir auch fern liegen muss, mich hier irgendwie an der Frage nach der Metamerie des Wirbelthierkopfes betheiligen zu wollen, so habe ich doch dieser Definition RABL's gegenüber aus vorerwähntem Grunde Stellung zu nehmen.

Das Categorische dieser Definition: »Ich verlange von einem Urwirbel« etc. mag unselbständige Köpfe vorübergehend verblüffen, solche dagegen, die selbst zu denken gewohnt sind, werden sich in ihrem Urtheile wohl kaum dadurch beeinflussen lassen.

Aber ganz abgesehen von der Form und dem Inhalte der Definition, muss vor Allem schon das Verfahren, das zu ihr geführt hat, als wissenschaftlich unzulässig bezeichnet werden. Es handelt sich um zwei Abschnitte des Mesoblasts: um einen hinteren, dessen Glieder als Urwirbel oder Somite anerkannt werden, und um einen vorderen, von dem in Frage steht, ob seine Glieder eben solche Somite repräsentiren,

oder nicht. Was thut nun Rabl? Er definirt den Begriff Somit eben auf Grund dieser hinteren Glieder, wie gleich gezeigt werden soll, ganz willkürlich, und schließt dann: weil die vorderen Glieder sich anders verhalten, so können es auch keine Somite sein. Es hält schwer, sich vorzustellen, wie Rabl dazu kam, diesen so durchsichtigen Cirkelschluss für eine Lösung des Problems zu halten.

Und was nun die Definition selbst betrifft, so muss sie als eine von Rabl ganz willkürlich zurecht geschnittene bezeichnet werden. Denn der Begriff Urwirbel (besser Ursegment) oder Somit hat als solcher zunächst weder mit der Hautmuskelplatte, noch mit dem Sklerotom etwas zu schaffen, eben so wenig wie mit irgend welchen anderen späteren Differenzirungen. Will man diesem fundamentalen embryologischen Begriffe überhaupt eine Definition geben, so muss diese so beschaffen sein, dass alle seine uns bekannten Verwirklichungen darin zum Ausdrucke gelangen, und dies ist eben nur dann möglich, wenn wir die ursprünglichsten uns bekannten Zustände zu Grunde legen, aus denen sich ja nachweislich alle anderen erst entwickeln. Als Ursegmente oder Somite wären demnach im allgemeinen Sinne lediglich zu bezeichnen jene paarigen, meist würfelförmigen, mit einer Höhle versehenen Folgestücke, in welche bei gegliederten Thieren die Mesoblaststränge vor irgend welcher Differenzirung ihrer Zellen zu zerfallen pflegen.

Es wird also die Frage, ob der Vorderkopf der Vertebraten segmentirt ist, oder nicht, ob in den multiplen Somiten der Selachier »wahre« oder »unwahre«, »echte« oder »unechte« Somite vorliegen oder nicht, durch Rabl's Somitdefinition gar nicht berührt. Das Problem bleibt nach wie vor bestehen, und um es seiner Lösung näher zu bringen wird man nicht so sehr das Verhalten der fraglichen Somite selbst, als vielmehr das der anderen Organanlagen und die Beziehungen letzterer zu den fraglichen Somiten in erster Linie ins Auge zu fassen haben.

Und nachdem ich so versucht habe, möglichst objectiv festzustellen, wie principiell zu verfahren ist, wenn es sich um die Frage handelt, ob eine Mesoblastgliederung als Somitgliederung zu betrachten sei, kann ich mich wieder meinem eigentlichen Thema, nämlich den multiplen Somiten des Kopf-Mundsegments von *Capitella*, zuwenden.

Dass sie unecht seien, kann auf Grund ihres eigenen Verhaltens nicht behauptet werden, denn sie leisten, abgesehen von dem Mangel

zugehöriger Bauchplattensegmente, der oben für das Somit aufgestellten Definition vollkommen Genüge. Wir wollen nun aber gleichwohl die Möglichkeit ins Auge fassen, dass sie so zu Stande gekommen seien, dass ein ursprünglich im Mundsegmente vorhandenes Somitpaar zur Bildung der Rüsselmuskulatur etc. in secundäre Portionen zerfallen sei, wir wollen also annehmen, dass die multiplen Somite keine »echten« Somite recapituliren, sondern solche nur (sit venia verbo) nachahmen.

Und da stoßen wir gleich auf eine unüberwindliche Schwierigkeit. Warum nämlich sollte sich zum Behufe der Muskelbildung das ursprünglich in der Einzahl vorhandene Somitpaar des Mundsegments dem Modus der Somitgliederung conform secundär gegliedert haben? Fällt es doch Niemand ein, die Ursache für die primäre Gliederung des Mesoblasts in der Muskelbildung suchen zu wollen, stimmen doch die meisten Forscher darin überein, dass, worin auch immer das Motiv für diese Gliederung gelegen haben möge, die Ursegmente oder Somite ursprünglich Geschlechtsfollikel (und das noch ungegliederte Mesoderm ein Gonadengewebe) darstellten, und dass demnach die Bildung von Muskeln, Bindegewebe etc. als eine spätere Differenzirung aufzufassen sei.

Lassen wir dagegen umgekehrt die multiplen Somite als wahre gelten, so fällt diese Schwierigkeit weg; denn jene verhalten sich zunächst eben so wie diese und betheiligen sich weiterhin auch gleicher Weise an der Bildung des Cöloms und der Muskulatur, nur mit dem Unterschiede, dass es sich im einen Falle um Muskeln des Stammes, im anderen um solche des Rüssels handelt. Und die Schwierigkeit, welche diese Auffassungsweise ihrerseits bietet, nämlich die, dass für die multiplen Somite die zugehörigen Bauchplattensegmente fehlen, ist nicht unüberwindlich, indem wir ja nur die Möglichkeit zuzugeben brauchen, dass solche Segmente einst vorhanden waren, aber nicht mehr recapitulirt werden. Eine solche Voraussetzung oder Hypothese ist aus dem Grunde nicht ungereimt, weil die Bauchplatten und der Cölomesoblast zwei ursprünglich von einander vollkommen unabhängige Anlagen darstellen. Immerhin ist es eine Hypothese, und so muss es künftiger Forschung vorbehalten bleiben, neue Anhaltspunkte für die Lösung des Problems zu gewinnen.

Die Grenzen der Kopfregion. Übereinstimmung mit den von Racovitza und Goodrich ausgesprochenen Ansichten. Darlegung dieser Ansichten. Hinzufügungen, die hauptsächlich den Mesoblast betreffen. Nicht das Annelid, sondern die Trochophora mit ihren 3 Körperregionen hat als Ausgangspunkt zu dienen. Der Mund ein Gebilde des Somas. Die gegliederten Organe mit Ausnahme der vordersten multiplen Somite (welche in den postcerebralen Theil des Prostomiums eindringen) auf das Soma beschränkt. Die antecerebrale Höhle des Prostomiums blastocöler und ihre Muskeln pädomesoblastischer Natur. Die Thatsache, dass an der Bildung der Kopflappenhöhle sowohl präorale, als auch postorale Elemente betheiligt sein können, von keiner principiellen Bedeutung.

Über die in diesem Capitel zu behandelnden Fragen hat unlängst Racovitza (96 pag. 139—176) eine so vorzügliche historisch-kritische Übersicht veröffentlicht und überdies in so hohem Grade mit meinen eigenen übereinstimmende Ansichten ausgesprochen, dass ich in der angenehmen Lage bin, mich viel kürzer zu fassen, als es sonst hätte der Fall sein können.

Racovitza betont zunächst, dass wir (mit Huxley) am Polychätenkörper 3 Regionen, nämlich Prostomium, Soma und Pygidium zu unterscheiden haben. Nach ihrem Standpunkt, von dem aus sie das Kopfproblem behandelt haben, theilt er sodann die Forscher in zwei Kategorien. Die eine umfasst diejenigen, welchen die Metamerie als der Ausdruck einer Thiercolonie und demgemäß das Prostomium einem Somasegment homolog erscheint, bei welcher Auffassung des Segments als Individuum der Mund dem Prostomium zugetheilt wird. Die andere Kategorie umfasst jene, die keine solche Homologie und daher auch keine solche Bedeutung des Segments zugeben.

In Bezug auf die erste Kategorie widerlegt er der Reihe nach Pruvot, Viguier, Malaquin und insbesondere Hatschek, dessen unhaltbare Vorstellungen über die Grenzen der Kopfregion übrigens auch früher schon durch Kleinenberg (86 pag. 180) zutreffend widerlegt worden waren.

In Bezug auf die zweite Kategorie, deren Standpunkt wenigstens theilweise dem von Racovitza und mir vertretenen entspricht, kommt hauptsächlich jene der Metamerie und Descendenz der Polychäten gewidmete Arbeit E. Meyer's (90) in Betracht, von der Racovitza mit Recht sagt, dass sie zum Besten gehört, was über diese Probleme geschrieben wurde.

In einem folgenden, die Beziehungen des Prostomiums zwischen Erwachsenen und der Trochophora erörternden Capitel erwähnt Autor zunächst Kleinenberg, dessen Medusenableitung er zwar verwirft, dessen Zweitheilung der Trochophora in Umbrella (Prostomium) und Subumbrella (Soma) er dagegen anerkennt, wobei zugleich noch auf die 3. von Kleinenberg vernachlässigte Region, nämlich auf das Pygidium, hingewiesen wird. Die bei dieser Gelegenheit von Racovitza ausgesprochene Ansicht, dass die Trochophora keine ancestrale, sondern eine durch das pelagische Leben modificirte Larvenform darstelle, halte ich, wie in dem nachfolgenden Abschnitt gezeigt werden soll, für verfehlt.

Sodann bespricht Autor die Ansichten Salensky's, dem gegenüber geltend gemacht wird, dass er mit Unrecht eine besondere zwischen Prostomium und Soma gelegene intermediäre Region für den Prototroch und den Mund annimmt, und dass er eine wirkliche Region der Trochophora, nämlich das Pygidium, außer Acht lässt.

Und eben so widerlegt endlich Racovitza Wilson, dem zufolge das Mundsegment der nicht segmentirten Körperregion zugehören und als eine Differenzirung des Kopfes entstehen soll.

Noch in einer anderen vor Kurzem erschienenen Publication, nämlich in der auf Veranlassung Lankester's von Goodrich (97 pag. 247—268) verfassten Abhandlung über die Beziehungen zwischen dem Kopfe der Arthropoden und dem Prostomium der Anneliden, wird eine Auffassung in Bezug auf das vorliegende Problem vertreten, der ich mich durchaus anschließen kann. Es sei insbesondere hervorgehoben, dass Goodrich auf Grund embryologischer und vergleichend anatomischer Thatsachen das Mundsegment oder Peristom als ein den nachfolgenden stricte homologes Segment betrachtet, dem Prostomium dagegen den metameren Charakter abspricht. »It never surrounds« so heißt es wörtlich l. c. pag. 252 »the alimentary canal; it never possesses a pair of mesoblastic somites. The cavity which it contains is primitively of the nature of a blood-space, most clearly seen in trochosphere larvae, where it is much enlarged. Although later in development in both Oligochaeta and Polychaeta, the prostomial cavity becomes confluent with the coelom of the peristomium. It is only coelomic by virtue of this connection« etc. Und weiterhin l. c. pag. 253: »The only other opinion that can be held is that the prostomium, being neither a reduced nor an incipient segment, is a special region not of a segmental value« etc.

Sehr am Platze ist auch Goodrich's Hinweis darauf, wie viel Confusion dadurch angerichtet wurde, dass die von Kleinenberg in seiner Arbeit über *Lumbricus* gebrauchten Termini »Kopfsegment« und »Kopfhöhlen« sich nicht auf das Prostomium, sondern auf das Peristomium oder Mundsegment bezogen. Man sollte überhaupt, wenn fernerhin Kleinenberg's Standpunkt in der Kopffrage citirt werden soll, nur seine spätere Arbeit über *Lopadorhynchus* und nicht die über *Lumbricus* berücksichtigen.

Was ich nun selbst noch auf Grund meiner an *Capitella* gewonnenen Erfahrungen dem Vorstehenden hinzuzufügen habe, betrifft hauptsächlich das Verhalten des Mesoblasts. Denn speciell seine Beziehungen zur Kopfhöhle waren es, welche die Kopffrage so sehr erschwerten.

Dass wir bei dieser Frage nicht das erwachsene Annelid zu Grunde legen dürfen, ergiebt sich schon aus den Thatsachen der vergleichenden Anatomie. Sehen wir doch, wie je nach den Familien eine wechselnde Zahl von Segmenten zu demjenigen Körperabschnitt sich inniger verbindet, den man gemeinhin als Kopf bezeichnet, wie ferner die ursprünglich stets im Prostomium gelegenen Gehirnganglien nachträglich um 1, 2 und mehr Segmente zurückverlegt werden können, und wie endlich in der Mehrzahl der Fälle das Prostomium wenigstens mit dem Mundsegment zu verschmelzen pflegt.

Wir müssen vielmehr von der Trochophora mit ihren 3 wohl definirten Regionen, dem Prostomium, Soma und Pygidium ausgehen, und da diese Regionenbildung vollkommen unabhängig von jeder Segmentirung erfolgt, so ergiebt sich, dass wir da, wo es sich um die Ontogenie oder Phylogenie des vordersten Körperabschnittes handelt, es nur mit dem Prostomium zu thun haben können. Will man aber für jene secundär zu Stande gekommenen mehr oder weniger innigen Verschmelzungen zwischen Prostomium und Somasegmenten den Terminus Kopf zu brauchen fortfahren, so muss man sich eben dabei bewusst bleiben, dass dieser Terminus nur eine anatomische Bedeutung haben kann.

Obwohl das Trochophorastadium von *Capitella* in Folge der Brutpflege anderen Formen gegenüber Reductionen aufweist, so kommen doch die genannten 3 Regionen auch bei ihr vorübergehend scharf zum Ausdruck. Am 5. Tage der Entwicklung (vergl. pag. 55) ließen sich das Prostomium mit der Scheitelplatte, das Pygidium mit dem ephemeren Proctodäum und das Soma mit dem Munde, der Darm-

anlage, den Bauchplatten, dem Neurotrochoid sowie den beiden Cölomesoblaststrängen erkennen. Die Grenze zwischen Soma und Prostomium bildet der Prototroch und diejenige zwischen Soma und Pygidium der Paratroch. Die der Gliederung unterliegenden Organe sind also anfangs ganz auf das Soma beschränkt.

Besonderer Nachdruck ist darauf zu legen, dass der Mund ein Gebilde des Somas ist. Als eines der am frühesten zur Ausbildung gelangenden Organe ist er auch vor jeder Gliederung da und kann daher nur in beschränktem Sinne einem Segmente überhaupt als zugehörig erachtet werden. Wenn er in allen uns bekannten Fällen (nach erfolgter Segmentirung der Bauchplatten) im 1. Segment seine Lage hat, so kommt das daher, dass er auch schon in dem noch ungegliederten Soma so weit nach vorn gerückt ist. Sollte sich daher je ein Fall finden, wo der Mund anstatt in das 1. in das 2. oder ein noch weiter zurückliegendes Segment zu liegen kommt, so könnte das unsere Auffassungen im Übrigen gar nicht stören.

Ich sagte vorhin, dass die eine Segmentirung erfahrenden Organe anfangs durchaus auf das Soma beschränkt seien[1]. Denn weiterhin rückt Eine dieser Organ-Kategorien rostrad über das Soma hinaus, und das bringt mich auf den Standpunkt meiner Ausführungen. Es ist nämlich der Cölomesoblast, der sich bei 5 Tage alten Embryonen schon bis zum Mundsegment erstreckt hatte, bei 7 Tage alten bis zum Gehirne vorgedrungen, und zu diesem Behufe musste er eben die vordere Grenze des Somas, den Prototroch, überschreiten, so dass nach erfolgter Gliederung auf diese Weise speciell das vorderste der multiplen Somite in den Bereich des Prostomiums zu liegen kommt. Wir haben an anderer Stelle (vergl. pag. 61 und 79) schon ausgeführt, wie weiterhin aus den neuralen Abschnitten dieses Somitpaares die postcerebrale Kopfhöhle, und aus den hämalen die cerebroparietalen Muskeln hervorgehen.

Dass dieses 1. Paar der multiplen Somite und die aus ihm hervorgehenden Cölompartien nicht weiter nach vorn dringen, beruht lediglich auf dem Widerstande, den ihnen das vorgelagerte Gehirn bietet, und so kommt es, dass rostrad vom Gehirne sich Hohlräume

[1] Im ersten Theil dieser Arbeit pag. 73 wurde beim Hinweise auf die Beschränkung der gegliederten Organe auf das Soma übersehen, des abweichenden Verhaltens der vorderen Cölomesoblastenden zu gedenken.

sowie Muskeln ausbilden und bestehen bleiben, die mit den caudad von ihm gelegenen cölomatischen vorerst in gar keiner Beziehung stehen. Ich habe im ersten Theil (vergl. pag. 62, Fig. 80, 81, 86 *Bl.*, pag. 64, Fig. 81 und 86 *L.M.*, ferner pag. 79, Fig. 111 *Bl* und *L.M*) gezeigt, dass diese antecerebralen Hohlräume des Prostomiums blastocöler, und die darin ausgespannten Muskeln pädoblastischer Natur sind. Während diese beiderseitigen Räume bei 5 Tage alten Larven durch das Gehirn noch vollständig von einander abgeschlossen sind (Fig. 111), erscheinen sie bei 8 Tage alten, wo alle Cölomräume eine bedeutende Aufblähung erfahren haben, in Communication, und nur die larvalen Muskeln der Kopflappenspitze markiren noch die Grenzen der antecerebralen blastocölen Prostomiumhöhle (vergl. pag. 83, Fig. 118 *Bl* und *L.M*).

Nach alledem kann es also keinem Zweifel unterliegen, dass an der Bildung der Kopflappen- oder Prostomiumhöhle von Anneliden sowohl präorale oder pädomesoblastische, als auch postorale oder cölomesoblastische Elemente betheiligt sein können, und der Satz E. Meyer's (90, pag. 299 Anmerkung 1): »Bei den Anneliden besitzt der Kopflappen keine eigenen Mesodermsegmente, sondern erhält seine peritoneale Auskleidung, wie ich mich überall davon überzeugt habe, durch Ausdehnung der Wandungen des ersten postoralen also Rumpfsomitenpaares nach vorn, wodurch die primäre Kopfhöhle vollständig verdrängt wird«, vermag daher auch, insbesondere der Schluss, in so allgemeiner Fassung nicht aufrecht erhalten zu werden.

Wenn sich nun aber auch noch viele andere Formen in dieser Hinsicht ähnlich wie *Capitella* verhalten sollten, so kann doch diesem Verhalten selbst keine große morphologische Bedeutung beigemessen werden, indem sich ja klar erkennen ließ, wie es lediglich das in der Augenregion mit dem Ectoderm verschmolzene Gehirn ist, welches den Cölomesoblast verhindert, auch in die antecerebrale Prostomiumhöhle vorzudringen. Und auch daraus ergiebt sich die geringe principielle Bedeutung des Factums, dass sich ja, dem obigen Citat zufolge, E. Meyer davon überzeugt hat, dass bei allen von ihm untersuchten Formen die primäre Prostomiumhöhle durch das erste Rumpfsomitpaar vollständig verdrängt wird.

IV. Über die Abstammung der Anneliden.

Forscher, welche die Trochophora als eine Stammform anerkennen. Gegner der Trochophoratheorie. Die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen dieser Theorie günstig. Eine so verschiedenen Thiergruppen gemeinsame Larve schwer als Convergenzerscheinung zu begreifen. Stütze der Theorie durch den Nachweis eines Subösophagealganglions bei Rotatorien und durch den Nachweis der gleichen Stomodäumentwicklung bei Rotatorien und Anneliden. Widerlegung der Einwürfe Lang's, E. Meyer's und Wilson's. Die Ableitung der Trochophora von Ctenophoren ähnlichen Thieren durch die neueren Nachweise von radiären Anlagen bei Anneliden- und Molluskenembryonen bedeutend gestützt. Hatschek's Herleitung des Cölomesoblasts von den Meridionalcanälen mit den Thatsachen der Entwicklung unvereinbar. Ableitung des Cölomesoblasts von den Polzellen. Letzteren sind die Geschlechtszellen der Ctenophoren gleich zu setzen. Das Homologon der Trochophora-Mesodermstreifen ist (contra Zelinka) in den Geschlechtsorganen der Rotatorien zu suchen. Die directe Ableitung der Anneliden von Turbellarien stöfst auf grofse Schwierigkeiten. Alles spricht dafür, dass sich die Turbellarien schon unter der Trochophorastufe abgezweigt haben.

Da es nicht meine Absicht ist, die Frage nach der Abstammung der Anneliden hier irgendwie erschöpfend zu behandeln, da es mir im Gegentheil nur darauf ankommt, die verschiedenen in vorhergehenden Capiteln diese Frage streifenden Angaben in Zusammenhang zu bringen, so will ich mich auch in Bezug auf die in Betracht kommende Litteratur möglichst kurz fassen, indem ich es dem Leser überlasse, an der Hand der Citate selbst von den Details Kenntnis zu nehmen.

Wir können die Forscher, welche über die Abstammung der Anneliden Angaben gemacht haben, zunächst in zwei Gruppen theilen, nämlich 1) in die, welche die Trochophora als eine Stammform anerkennen, und 2) in die, welche der Trochophora eine solche phylogenetische Bedeutung absprechen.

Was die erstere betrifft, so muss, obgleich Huxley schon lange vor ihm die Rotatorien mit Anneliden- und Echinodermenlarven verglichen hatte, doch Lankester als der eigentliche Urheber der Auffassung bezeichnet werden, indem er (74 pag. 367) im Hinblick auf die Übereinstimmung zwischen den Wimpergürteln gewisser Wurm- sowie Molluskenlarven einer- und

dem Räderorgan der Rotatorien andererseits zuerst für jenes Larvenstadium die Bezeichnung Trochosphaera eingeführt hat. Allerdings geht aus einer späteren Publication Lankester's (siehe unten) hervor, dass er dieser Trochosphaera keine phylogenetische Bedeutung zuerkannte.

Ohne hiervon Kenntnis gehabt zu haben, hat sodann diese Beziehungen eingehender Bütschli (76 pag. 395) erörtert. Indem er den erwähnten Vergleich Huxley's, der nur durch Gegenbaur in seiner vergleichenden Anatomie festgehalten worden sei, betont und auf *Trochosphaera aequatorialis*, das einer Wurmlarve so ähnliche, von Semper entdeckte Räderthier hinweist, schließt er, dass die Räderthiere mit zu den ältesten Wurmformen zu rechnen seien, die uns gewissermaßen die ursprünglichen Formen, mit welchen dieser Typus in das Dasein trat, noch am reinsten erhalten haben. Weiter erklärt er sich auch mit den von Salensky auf Grund der Entwicklungsgeschichte geltend gemachten Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Rotatorien und Mollusken einverstanden, und aus einem am Schlusse (l. c. pag. 411) aufgeführten Stammbaume geht hervor, dass er sich Rotatorien, Platoden und Annulaten als 3 ziemlich selbständig aus der fraglichen Stammform hervorgegangene Gruppen vorstellt.

Eine umfassendere Bedeutung als irgend ein Autor vor oder nach ihm hat bald darauf Semper (76 pag. 361—389) der Trochosphaera zuertheilt. Er definirt sie als eine bewegliche Embryonalform, deren zwei Hälften, Kopf und Rumpf, durch die in ihnen auftretenden gesonderten Anlagen in den definitiven Kopf und Rumpf des gegliederten Zooids übergeführt werden. Die so beschaffene Trochosphaera war sowohl der Ausgangspunkt für die ungegliederten Plattwürmer, als auch für die gesammten gegliederten Thiere. Ja, Autor hegte sogar die Hoffnung, auch die radial gebauten Thiere auf den symmetrischen Typus der Trochosphaera zurückgeführt zu sehen.

Dieser so weit über das Ziel hinausschießenden Trochosphaeratheorie Semper's ist bald darauf Lankester (77 pag. 426) entgegengetreten. Der von ihm zuerst als Trochosphaera bezeichneten Larve vermag er überhaupt keine ancestrale Bedeutung zuzuerkennen, indem sie nicht etwa eine primitive, sondern eine adaptative Larvenform darstellt, und damit rückt Derjenige, der die Trochosphaeratheorie wenigstens dem Namen nach angeregt hat, in die Reihe der Gegner derselben.

Dafür tritt nun aber Hatschek mit einer Arbeit auf (78 pag. 80—121), welche geradezu als das Programm dieser Theorie bezeichnet werden kann.

Weil Trochosphaera schon für eine Rotatoriengattung früher vergeben worden war, verändert er diesen von Lankester für die Lovén'sche Larve gewählten Namen in Trochophora. Die Übereinstimmung der *Polygordius*-Trochophora mit den Rotatorien geht so weit, dass dieselbe, wenn sie geschlechtsreif würde, der Rotatorienclasse einverleibt werden müsste, und mit gleicher Sicherheit lassen sich auch die Molluskenlarven auf die Trochophora zurückführen. Zum Beweise dessen vergleicht er die Trochophoraform der Rotatorien, Anneliden und Mollusken, indem er der Reihe nach die Wimperkränze, die Scheitelplatte, den Darmcanal und den Mesoblast derselben erörtert. Für die phylogenetische Stammform, aus der sich die Trochophora entwickelt hat, schlägt er den Namen Trochozoon vor. Weiterhin wendet er sich gegen den von Huxley, Gegenbaur und Lankester vertretenen Vergleich der oralen Wimperkränze der Trochophora mit der rücklaufenden Wimperschnur der Echinodermenlarven, weil die Echinodermen nicht vom Trochozoon abstammen. Wohl gilt das aber für die Platoden, Bryozoen, Brachiopoden, überhaupt für alle Bilaterien.

Übereinstimmend mit dem vorhergehenden Autor hat sich auch Balfour (81 pag. 316) dahin ausgesprochen, dass die ein Trochophorastadium durchlaufenden Thierformen, also die Rotiferen, Mollusken, Chätopoden, Gephyreen und Polyzoen, von einer gemeinsamen Stammform abzuleiten seien, und zwar von einer solchen, die selbst mit den Plathelminthen einen entfernteren Vorfahr gemeinsam hat. Für den Prototyp aller Bilaterien, also auch der Trochophora, hielt Balfour ein radial gebautes, Medusen ähnliches Wesen.

Und auch Kleinenberg erklärt (86 pag. 179), dass seine Einführung der medusoiden Larvenform die Trochophora nicht aus der Generationsreihe der Anneliden, Mollusken sowie der höheren Metazoen ausschließe. Aus dem medusoiden Organismus könne nicht gleich ein vollkommenes Annelid hervorgegangen sein, und als Zwischenform erkenne er die Trochophora an.

Sehr eingehend zu Gunsten der Trochophoratheorie und, gestützt auf seine vielseitigen embryologischen Untersuchungen, auch in theilweise sehr selbständiger Weise, hat sich sodann Salensky (86a pag. 631—653) ausgesprochen. Im Gegensatze zu Hatschek

lässt er allein die präorale, durch den Prototroch begrenzte Region als Kopf der Trochophora gelten. Ferner hebt er diesem Autor gegenüber die Unabhängigkeit der Anlagen der beiden nervösen Centra von Kopf und Soma sowie den gleichen Gegensatz in der Mesoblastbildung hervor. Sodann bespricht er die Bedeutung der Trochophora für die segmentirten Thiere sowie Mollusken etc. und die Modificationen, welche diese Larvenform bei denselben erfahren hat. Es lassen sich in der Metamorphose der Trochophora zwei wichtige Stadien unterscheiden, nämlich 1) ein solches, wo zwar die Scheitelplatte ausgebildet ist, aber der Bauchstrang noch fehlt, und 2) ein solches, wo beide Centren des Nervensystems zur Ausbildung gelangt sind. Allein auf das erste möchte Autor den Namen Trochophora beschränkt sehen, dagegen für das zweite den Namen Trochoneurula vorschlagen. Ja, die Thatsache, dass auch solche Thiere, welche gar kein Trochophorastadium durchlaufen, wie die Platoden, schon die Scheitelplatte besitzen, beweist, dass sogar die Trochophora keine primäre Larvenform darstellt, dagegen selbst von einer einfacheren Larve abzuleiten ist. Und als solche kommt, wie schon Balfour hervorgehoben hat, in erster Linie das Pilidium in Betracht. Da aber letztere Larvenform schon mehrfache Modificationen aufweist, so schlägt Salensky für das fragliche Stadium den Namen Trochogastrula vor. Und so unterscheidet er schließlich a. Trochogastriden, Thiere, die nur das Trochogastrulastadium durchlaufen = Platoden; b. Trochophoriden, Thiere, welche das Trochogastrula- und Trochophorastadium durchlaufen = Nemertinen und Rotiferen; c. Trochoneuriden, Thiere, welche das Trochogastrula-, Trochophora- und Trochoneurulastadium durchlaufen = Anneliden, Gephyreen und Nemathelminthen.

Nachdem Hatschek in einer Reihe vortrefflicher embryologischer Untersuchungen über Anneliden, Gephyreen und Mollusken das Beweismaterial für die gemeinsame Abstammung dieser Thiergruppen von einem Rotatorien ähnlichen Organismus noch erheblich vermehrt hatte, fasste er Alles, was er selbst und Andere zu Gunsten der Trochophoratheorie vorgebracht, von Neuem in seinem Lehrbuche (88—91 pag. 305—322) zusammen.

Die von der Trochophora abzuleitenden Metazoen unterscheidet er als Zygoneura. Weiter führt er die ursprünglichen Charaktere der Trochophora sowie die Modificationen derselben auf und bezeichnet das afterlose Stadium, welches der Trochophora vorhergeht, als Protrochula. Da die Entwicklung der Platoden schon vom Stadium

der Protrochula einen anderen Weg als die der übrigen Zygoneura einschlägt, so ist auch als gemeinsame Stammform aller Zygoneura das Protrochozoon, das Trochozoon dagegen nur als diejenige aller über den Platoden stehenden anzusehen.

Von besonderem Interesse ist aber, dass HATSCHEK nun auch die phylogenetischen Stufen zwischen Gasträa und Trochozoon ins Auge fasst. Der Versuch, sagt er, diese Stufen unmittelbar aus der Embryonalentwicklung der Trochophora zu construiren, hätte nur geringen Werth, wenn nicht eine Vergleichung dieser Stadien mit jetzt lebenden niedrigeren Thierformen möglich wäre. Und unter Hinweis auf die bereits durch LANG und SELENKA speciell für die Turbellarien geltend gemachten Verwandtschaftsbeziehungen mit Ctenophoren hält denn auch er diesen Protaxonier-Cladus für der Stammform der Zygoneuren, also der Protrochula, sehr nahe stehend. Der bilaterale Bau beruht auf dem Gegensatz von Rücken- und Bauchseite, und dieser auf der Verschiebung des ursprünglich axial gelegenen Mundes nebst Urschlundes, welche Verschiebung auch zur Bildung der Bauchfurche (des Neurotrochoids) geführt hat. Der Vergleich des Prototrochs mit den Flimmerrippen liegt um so näher, wenn man die Ctenophorenlarven oder Formen wie *Charistephane*, wo die Rippen nur aus je zwei breiten Plättchen bestehen, in Betracht zieht; möglicherweise stellen beiderlei Gebilde Modificationen eines gemeinsamen Grundtypus dar. Eine Homologie zwischen den Ctenophorententakeln und den Primärtentakeln der Trochophora hält HATSCHEK aus dem Grunde für zweifelhaft, weil erstere sehr contractile Fangarme darstellen, während letztere von Sinneshöckern der Scheitelplatte ihren Ausgangspunkt nehmen. Dagegen ist die apicale Sinnesplatte der Ctenophoren der Scheitelplatte der Trochophora homolog zu setzen, ja es dürfte sich sogar die Homologie auf die einzelnen Sinnesorgane erstrecken. Das Gehörorgan entspräche nämlich dem unpaaren cerebralen Hörbläschen gewisser Turbellarien, die Pigmentflecke in der Sinnesplatte der Ctenophoren den Cerebralaugen, und die Geruchsgrübchen (Wimperorgane) wären auf die Polfelder der Ctenophoren zurückzuführen, für den Fall, dass die sogenannte Medialebene letzterer der Transversalebene der Trochophora gleichgesetzt werden kann. Die 8 meridionalen bei den Ctenophoren längs der 8 Meridiane vermutheten Nerven endlich werden mit den dorsalen und ventralen Längsnervenpaaren der Trochophora verglichen.

Wie sich schließlich HATSCHEK das beiderseitige Verhältnis des

Mesoderms vorstellt, soll, weil ich in diesem Punkte gründlich von ihm abweiche, wörtlich hier wiedergegeben werden. Er sagt l. c. pag. 322: »Das Mesenchym der Ctenophoren, welches am apicalen Pole des Urdarmes entsteht, vergleichen wir dem Mesenchym der Trochophora, welches besonders von dem vorderen Ende der Mesodermstreifen (Cölomsäcke) sich ablöst. Aus den Meridionalcanälen, welche bei den Ctenophoren Keimepithelien erzeugen und wahrscheinlich auch excretorische Function besitzen, wären die cölomatischen Bildungen hervorgegangen, nämlich die Nephridien und Sackgonaden, die aber beide nun ihre Producte direct nach außen entleeren.«

Als Anhänger der Trochophoratheorie haben sich auch Korschelt & Heider erwiesen. In ihrem Lehrbuche (90 pag. 228—233) bezeichnen sie nämlich die Trochophora als die ontogenetische Recapitulation einer Stammform, welche den Anneliden, Mollusken und Molluscoiden gemeinsam war. Die Annahme dieser Stammform erhalte eine gewichtige Stütze in der Thatsache, dass die Rotiferen im Wesentlichen auf der Organisationsstufe des ungegliederten Trochophorastadiums verharren. Ferner betonen sie die Ähnlichkeit zwischen Trochophora und Pilidium, und unter Vermittlung letzterer lassen sich auch gewisse Larven der Turbellarien zu einem entfernteren Vergleich mit der Trochophora heranziehen. Was die Abstammung der Trochophora selbst betrifft, so erklären sie sich gegen eine Ableitung von der Medusenform, indem sie mehr der Ansicht zuneigen, welche die Trochophoren zu den Ahnenformen der Nemertinen, Turbellarien und Ctenophoren in Beziehung bringt. Die Thatsachen sprechen am meisten dafür, dass die fragliche Stammform ziemlich direct aus einem allseitig bewimperten, Gastrula ähnlichen Wesen hervorging, und zwar durch Änderung in der Bewegungsweise.

Thiele fasst seine Ansicht (91 pag. 529—537) dahin zusammen:

»Die Trochophorathiere, Mollusken und Anneliden, stammen von kotyleen Polycladen ab; die Larve der letzteren, welche das Ctenophorenstadium ontogenetisch wiederholt, ist durch Verkürzung und Vereinfachung der gewundenen präoralen Wimperschnur in die Trochophoraform übergegangen, wobei einige Organe der erwachsenen Polycladen, namentlich die Pronephridien, mit in das Larvenstadium übernommen worden sind.«

In Bezug auf Thiele's Einwände gegen die Trochophoratheorie

Hatschek's, welche sich, im Anschlusse an Plate und Tessin, hauptsächlich darauf stützen, dass die präoralen Wimperkränze der Rotatorien und der Trochophora einander nicht homolog seien, verweise ich auf das Original und bemerke, dass diese Einwände durch die entgegengesetzten Nachweise der gleich zu besprechenden Arbeit Zelinka's ihre Widerlegung erfahren haben.

Eben diese Publication Zelinka's über Räderthiere (91 pag. 132—153), die ich schon im ersten Theil meiner Arbeit mehrfach zu erwähnen hatte, enthält nun Nachweise, welche die Trochophoratheorie in hohem Grade zu stützen vermögen. Ich erwähne vor Allem den Nachweis, dass die sogenannten gekörnten Zellen die Pharynxanlage repräsentiren, ferner den Nachweis eines subösophagealen Ganglions. Nachdem Zelinka die Organisation der Rotatorien einem eingehenden Vergleiche mit der der Trochophora unterzogen hat, kommt er zum Schlusse, dass die Bauverhältnisse beider vollkommen übereinstimmen. Nur Ein charakteristisches Organ der Trochophora fehlt in der Entwicklung der Räderthiere, nämlich die Mesodermstreifen. Es stehen desshalb die Rotatorien unter dem Stadium der Trochophora, sie sind von der Protrochophora der Plathelminthen abzuleiten.

Haeckel endlich (96 II. Theil pag. 284) sieht in der *Trochosphaera* den letzten Vertreter der ausgestorbenen Trochozoa, deren Urbild noch heute die in der Ontogenese vieler Vermalien, Mollusken, Anneliden etc. auftretende Trochophoralarve vor Augen führt. Aber die Trochozoen und Rotiferen sind selbst schon als modificirte Epigonen noch älterer Vermalien zu betrachten, nämlich der Provermalien, die aus den einfachsten Rhabdocölen durch Erwerbung des Afters entstanden sind. Aus den Provermalien sind als 3 divergente Äste die Gastrotrichen, Trochozoen und Nemertinen hervorgegangen, und aus letzteren (l. c. pag. 636) die Anneliden.

Wir kommen nun zur zweiten Forschergruppe, nämlich zu den Gegnern der Trochophoratheorie.

In seiner Abhandlung über *Gunda segmentata* (81 pag. 242), wo er, von den Ctenophoren ausgehend, die Verwandtschaftsbeziehungen der Polycladen, Tricladen und Hirudineen zu erweisen sucht, kommt Lang dazu, die Vorfahren der Anneliden für Thiere zu halten, die schon vollständig segmentirt waren. Die Trochophora ist keine ursprüngliche Larvenform der Anneliden; vielleicht ist sie dies für eine Reihe von Gruppen, die sich secundär aus den Anneliden entwickelt haben. Die Entwicklung der Trochophora wurde durch

die Nothwendigkeit bedingt, in der sich die aus dem Ei schlüpfenden Jugendformen befanden, gleich beim Ausschlüpfen die physiologisch nothwendigsten Organe zu besitzen. In seinem Lehrbuche (88 pag. 186) schließt sich Lang Denjenigen an, welche die Metamerie des Annulatenkörpers für eine Fortbildung der Pseudometamerie turbellarien- oder nemertinenähnlicher Thiere halten. Die Räderthiere erscheinen ihm als vereinfachte Thiere, die auf immer früheren Entwicklungsstufen geschlechtsreif werden, so dass sie sich jetzt nicht mehr über die Organisationshöhe einer jungen Annelidenlarve erheben.

Auch Goette schließt aus der vergleichenden Entwicklungsgeschichte (84 pag. 148—186), dass die Trochophora keine ursprüngliche Larvenform ist. Die Wurzel des Stammbaums der hypogastrischen Würmer ist eine den »Acoela« sehr nahestehende hypogastrische Bilateralform, nämlich die Helminthula. Die Verbindung der Cölenteraten und hypogastrischen Würmer ist weder bei den Acalephen oder Ctenophoren, noch überhaupt im Gebiet echter Darmthiere, vielmehr nur jenseits derselben in solchen Strahlformen zu suchen, welche nach dem Vorbilde einer Sterrogastrula zweischichtig, aber darmlos, mit einem unvollkommenen Prostoma und wahrscheinlich einem Wimperkleide versehen waren. Unter allen bekannten Thieren kommen vielleicht die Dicyemiden und Orthonectiden dieser Stammform am nächsten.

Und eben so folgert Wilson (89 pag. 439—442) auf Grund seiner Ideen über Concrescenz und Blastoporus, dass die Trochophora keine primäre larvale Form, dagegen eine solche darstelle, die große secundäre Modificationen in Folge der Retardation der Rumpfregion (mit welcher frühe und specielle Differenzirungen des Kopfes einhergehen) erlitten haben. Dass wir es mit einer secundären Form zu thun haben, gehe auch schon aus dem Auftreten der Teloblasten hervor, indem man doch diese Gebilde nicht in dem Sinne als ancestrale auffassen könne, als ob sie je als Organe fungirt hätten. Mit dieser Auffassung vertrüge sich sodann auch die Ableitung der Anneliden, sei es direct von Cölenteraten, sei es von Plathelminthen.

E. Meyer ist der Ansicht (90 pag. 297), dass wir die Anneliden von turbellarienartigen Urformen abzuleiten haben; denn wenn man sich letztere als Trochophora oder als Medusen ähnliche Geschöpfe vorstelle, so müsse man zur Knospenbildung, Strobilation oder zu Umschreibungen wie »absatzweise fortschreitender Wachsthums- und Differenzirungsprocess« seine Zuflucht nehmen.

Endlich hat auch, ohne jedoch seine Ansicht irgend

wie zu begründen, Racovitza (96 pag. 175) sich dahin ausgesprochen, dass die Trochophora nur als eine an das pelagische Leben angepasste Larve und nicht als Stammform der Anneliden in Betracht kommen könne. Eine solche Stammform erkennt er dagegen mit E. Meyer in einem Turbellarien ähnlichen Wesen.

Es haben sich demnach zu Gunsten der Abstammung der Anneliden von einem Trochophora ähnlichen Wesen ausgesprochen: Bütschli, Semper, Hatschek, Balfour, Kleinenberg, Salensky, Korschelt & Heider, Thiele sowie Haeckel, und gegen eine solche Abstammung: Lang, Goette, Wilson, E. Meyer und Racovitza.

Von den Anhängern der Trochophoratheorie, welche über die Abstammung der Trochophora Angaben gemacht haben, vertreten Balfour und Kleinenberg ihre Ableitung von Medusen ähnlichen Wesen, Salensky, Zelinka und Haeckel von Turbellarien ähnlichen, Thiele eben so, wobei er zugleich die Turbellarien von Ctenophoren ähnlichen Thieren abstammen lässt, und Hatschek endlich führt die Trochophora direct auf Ctenophoren ähnliche Thiere zurück.

Von den Gegnern dieser Theorie lassen Lang, E. Meyer und Racovitza die Anneliden aus Turbellarien ähnlichen Thieren hervorgehen, wobei Lang zugleich die Turbellarien als Abkömmlinge von Ctenophoren ähnlichen betrachtet, Goette leitet die Anneliden ebenfalls von turbellarienartigen Geschöpfen und diese von den heutigen Dicyemiden sowie Orthonectiden ähnlichen ab, und Wilson endlich lässt dahingestellt, ob die Anneliden von Plathelminthen oder direct von Cölenteraten ihren Ausgangspunkt genommen haben.

Ich selbst war früher, bevor ich mich eingehend mit Entwicklungsgeschichte beschäftigt hatte, und bevor die neueren embryologischen Arbeiten über Anneliden, Mollusken und Molluscoiden erschienen waren, von der Trochophoratheorie keineswegs eingenommen. Wenn ich daher heute zu den Anhängern derselben gehöre, so ist das nicht so sehr dem Einflusse der Theorie, als vielmehr dem Einflusse der Thatsachen zuzuschreiben.

Wie anders ließe es sich auch begreifen, dass von immer neuen zu den zygoneuren Metazoen gehörigen Thierformen, einerlei, ob später ihr Soma der Metamerie unterliegt oder nicht, einerlei, ob sie sich direct und frei, oder unter Brutpflege entwickeln, dieselbe charakteristische aus Prostomium, Soma und Pygidium bestehende Larvenform auftritt? Wie wollte man das zu einer bloßen Convergenzerscheinung herabzudrücken versuchen?

Nun kommen aber zu den bereits durch Hatschek und Andere zu Gunsten der Trochophoratheorie geltend gemachten entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen auch noch zwei neue von solchem Gewichte hinzu, dass sie allein schon im Stande wären, diese Theorie zu stützen.

Erstens nämlich der Nachweis eines Subösophagealganglions bei den Rotatorien; denn indem wir so auch der Stammform, welche die Trochophora recapitulirt (und die in den Rotatorien ihre nächsten heutigen Vertreter hat), ein solches Ganglion zuzuerkennen berechtigt sind, lassen sich Subösophagealganglion der Rotatorien, Molluscoiden etc. sowie Pedalganglion der Mollusken einer- und Bauchstrang der Anneliden etc. andererseits leicht als Homologa begreifen (vergl. oben pag. 164).

Zweitens der von mir in dieser Arbeit gelieferte Nachweis, dass in der complicirten Entwicklung des Stomodäums zwischen Rotatorien und Anneliden eine so schlagende Übereinstimmung herrscht (vergl. oben pag. 122—125), dass jeder Versuch, dieselbe anders als durch nahe Blutsverwandtschaft zu erklären, gezwungen erscheinen müsste.

Und was die Einwände der Gegner betrifft, so scheint mir, dass kein einziger derselben die Theorie ernstlich zu gefährden vermag.

So ist die Ansicht Lang's, dass die Rotatorien lediglich als geschlechtsreif gewordene Annelidenlarven (also Trochophoren) zu betrachten seien, eine bloße Vermuthung, und zwar eine Vermuthung, welche ihrerseits wieder auf der unbewiesenen Voraussetzung beruht, dass die Trochophora eine secundäre, durch das pelagische Leben hervorgerufene Larvenform darstelle. Letzterer Voraussetzung aber, die auch von den übrigen Gegnern der Trochophoratheorie wiederholt geltend gemacht worden ist, steht die schon oben betonte weite Verbreitung dieser Larvenform im Wege. Warum sollten sich bei Molluscoiden, Mollusken, Gephyreen und Anneliden gleicherweise die Larven in einer so höchst charakteristischen äußeren und inneren Organisation adaptiv entwickelt haben, und worin ferner sollte das Correlat dieser Anpassung bestehen? Im pelagischen Leben? Nun, man betrachte sich einmal die meisten dieser Trochophoren, diese plumpen, nahezu kugligen Geschöpfe, um zuzugeben, dass das Bedürfnis, sich möglichst rasch oder vielseitig im Wasser zu bewegen, nach den uns bekannten Gesetzen der Statik und Dynamik wohl kaum für ihre

Formverhältnisse maßgebend gewesen sein können. Wohl aber erscheint diese auffallende Übereinstimmung in der äußeren und inneren Organisation dann verständlich, wenn wir die Trochophora als die Recapitulation einer allen diesen heute so verschiedenen Thiergruppen ursprünglich gemeinsamen, Rotatorien ähnlichen Stammform gelten lassen und diese Stammform selbst von Ctenophoren ähnlichen Organismen ableiten.

Eben so wenig erweist sich E. Meyer's Einwurf stichhaltig, dass man bei der Ableitung der Anneliden von Trochophora ähnlichen Wesen zur Knospenbildung oder Strobilation seine Zuflucht nehmen müsste, um die Metamerie zu erklären. Denn es ist gar kein Grund dafür vorhanden, warum die von diesem Autor für den Ursprung dieser Metamerie geltend gemachten Vorgänge sich nicht eben so gut an einem Rotatorien ähnlichen wie an einem Turbellarien ähnlichen Wesen abspielen konnten, um so weniger als die Annelidenlarven gerade zur Zeit, wo die Metamerie erfolgt, Rotatorien und nicht mehr Turbellarien ähnlich sind.

Und was endlich Wilson's Versuch betrifft, die secundäre Natur der Trochophora durch den Hinweis auf die Teloblasten zu erweisen, indem diese Gebilde nicht als solche aufgefasst werden könnten, die je als Organe fungirt hatten, so verliert derselbe jede Berechtigung, sobald man den Mesoblast von Geschlechtszellen ableitet (für welche Ableitung, wie oben pag. 212—221 gezeigt wurde, die meisten Thatsachen sprechen), weil eben dann die betreffenden Teloblasten in der That einst organähnlich, nämlich als Geschlechtszellen fungirt hatten.

Was nun die Abstammung der Trochophora selbst betrifft, so bin ich, wie ja schon aus verschiedenen Stellen des Vorhergehenden sich ergiebt, mit Hatschek für ihre directe Ableitung von Ctenophoren ähnlichen Thieren, und auch hierfür haben, seitdem Hatschek die oben pag. 235 kurz wiedergegebene Zurückführung der Organe der Trochophora auf solche der Ctenophoren versucht hat, neuere Arbeiten überaus wichtige weitere Stützen geliefert.

Erstens ist jener Zellcomplexe der Anneliden- und Mollusken-embryonen zu gedenken, die Wilson als Rosette und Kreuz bezeichnet hat, also jener Anlagen, aus welchen das apicale Organ der Larve sowie die Cerebralganglien des definitiven Thieres hervorgehen. Im Zusammenhange mit dem benachbarten,

zunächst aus 4 Zellenpaaren bestehenden Prototrochringe zeigen nämlich diese Anlagen eine so exquisit radiäre Anordnung, dass sich ihr Vergleich mit dem Sinneskörper, den Meridianstreifen und Flimmerrippen der Ctenophoren geradezu aufdrängt. Da ich indessen oben pag. 145—150 diesen Vergleich schon erörtert habe, so verweise ich den Leser auf jene Stelle.

Zweitens ist jener so unverkennbaren radiären Anklänge in der ersten Anlage des Mesoblasts zu gedenken, welche durch einige der neuesten embryologischen Arbeiten aufgedeckt wurden, und welche unter Berücksichtigung der noch viel deutlicher erhaltenen ähnlichen Anordnungen bei Turbellarien ebenfalls auf eine Abstammung von radiär gebauten Thieren hinweisen. Auch in Bezug darauf verweise ich auf meine ausführlichen Angaben im vorhergehenden Abschnitte pag. 195—207.

Dass ich mit Hatschek speciell in der Herleitung des Mesoblastes der Trochophora mich nur theilweise einverstanden erklären kann, wurde schon oben pag. 236 hervorgehoben. In so fern als er nämlich das Mesenchym der Ctenophoren, welches am apicalen Pole des Urdarmes entsteht, mit dem Mesenchym (Pädomesoblast) der Trochophora vergleicht, kann ich ihm zustimmen. Wenn er aber (88 pag. 322) fortfährt: »aus den Meridionalcanälen, welche bei den Ctenophoren Keimepithelien erzeugen und wahrscheinlich auch excretorische Function besitzen, wären die cölomatischen Bildungen hervorgegangen, nämlich die Nephridien und Sackgonaden, die aber beide nun ihre Producte nach außen entleeren«, so muss dem gegenüber constatirt werden, dass für eine solche Ableitung des Cölomesoblastes in der Entwicklung der Trochophora auch nicht der geringste thatsächliche Anhaltspunkt gegeben ist. Dagegen nimmt in allen Fällen, wie ja vor allen Anderen Hatschek selbst nachgewiesen hat, diese Cölomesoblastbildung von bestimmten Zellen, den Polzellen oder Cölotelоblasten, ihren Ausgangspunkt, Zellen, die Hatschek früher auf Geschlechtszellen zurückführte, um sodann diese Herleitung zu Gunsten der von Urdarmdivertikeln wieder aufzugeben. In Anbetracht, dass die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen sich allein mit der von Hatschek aufgegebenen Auffassung in Einklang bringen lassen, habe ich mir diese zu eigen gemacht und verweise auf meine betreffende ausführliche Darstellung pag. 212—221.

Trifft diese Auffassung zu, so haben wir natürlich das Homologon des Trochophora-Cölomesoblasts, resp. das Homologon der Polzellen oder der Cöloteloblasten in den Geschlechtszellen der Ctenophoren zu suchen, und im Hinblick darauf wäre es von hohem Interesse, die Entwicklungsgeschichte dieser Zellen zu kennen. Während Chun dieselben vom Entoderm, Hertwig dagegen vom Ectoderm ableitete, erfahren wir durch Samassa (93 pag. 1—3), dass weder für die eine, noch für die andere Ableitung ein Beweis erbracht sei. Im Hinblicke auf die Probleme, um die es sich hier handelt, dürfte überdies die Untersuchung nicht bei dem Ectoderm oder Entoderm stehen bleiben, sie müsste vielmehr »ab ovo« beginnen, um festzustellen, ob sich nicht schon während der Furchung gewisse Zellen als Mutterzellen der späteren Geschlechtszellen nachweisen lassen.

Und ganz ähnliche Erwägungen gelten auch für die Rotatorien. Zelinka meinte (92 pag. 150), weil er bei diesen vergebens nach Mesodermstreifen suchte, so fehlte ihnen dieses wichtige Trochophoraorgan, und die Räderthiere ließen sich daher auch nicht als Trochophorae im strengen Sinne ansehen, sie ständen unter diesem Stadium. Keineswegs; denn, wenn in den Mesodermstreifen der Trochophora das Gonadengewebe der Rotatorien ähnlichen Vorfahren recapitulirt wird, so haben wir auch die Homologa der Mesodermstränge in den Geschlechtsorganen der Rotatorien zu suchen, und im Hinblick darauf wäre natürlich die genaue Kenntnis der Entwicklungsgeschichte dieser Organe von großem Interesse. Leider reicht in Bezug auf diesen Punkt die im Übrigen so befriedigende Arbeit Zelinka's nicht aus, denn er gedenkt (l. c. pag. 83) der Genitalanlage erst bei einem schon weit vorgeschrittenen Stadium der Entwicklung mit den Worten: »von den entodermalen Zellen, welche aus der mittleren der drei Zellgruppen stammen, welche im Inneren liegen, haben sich nun jederseits sieben bis acht Zellen als besondere Gruppe angeordnet, derart, dass ihre Elemente radiär gestellt sind, es ist dies die Anlage der Keimdotterstöcke.«

Auch hier muss, eben so wie bei den Ctenophoren, die Untersuchung der Keimanlagen »ab ovo« verfolgt werden, wenn die Frage entschieden werden soll, ob wir berechtigt sind, den Cölomesoblast von einem Gonadengewebe, und die Cöloteloblasten oder Polzellen von Genitalzellen abzuleiten. Und eine solche Untersuchung hätte dann auch die Entstehungsweise des Pädomesoblasts, resp. der

Pädoteloblasten ins Auge zu fassen, da hierüber überhaupt keinerlei verlässliche Angaben vorliegen.

Im Gegensatze zu dieser Ableitung der Trochophora haben, wie sich aus unserer Litteraturübersicht ergiebt, einige Forscher die Ansicht vertreten, dass als directe Vorfahren der Anneliden etc. die Turbellarien zu betrachten seien.

Es kann gar keinem Zweifel unterliegen, dass die Anneliden sowohl in ihren frühesten Entwicklungsstadien, als auch noch in ihrer Larvenorganisation Vieles mit den Turbellarien gemeinsam haben. Die beiderseits in den frühesten Entwicklungsstadien auftretenden radiären Anlagen lassen sich ohne Weiteres auf die gemeinsame Stammform, nämlich auf die Ctenophoren, zurückführen, und die späteren Übereinstimmungen zwischen Annelidenlarve und Turbellar legen Zeugnis dafür ab, dass beiderlei Formen nicht etwa schon auf dem Stadium der Ctenophorenorganisation, sondern erst auf einem fortgeschritteneren ihre divergenten Entwicklungsrichtungen eingeschlagen haben, was ja auch selbst die Anhänger der Trochophoratheorie durch die Setzung eines solchen, den Turbellarien und Anneliden gemeinsamen Stadiums (Trochogastrula, Protrochula, Protrochophora) anerkannt haben.

Für diejenigen Forscher, welche die Trochophoratheorie nicht anerkannt, dagegen versucht haben, die Anneliden von den Turbellarien gegenwärtiger Organisationsstufe abzuleiten, war nicht wenig die Vorstellung maßgebend, dass der Bauchstrang ersterer aus den Seitennerven letzterer entstanden sei, eine Vorstellung, die, wie sich aus einem früheren Capitel (vergl. pag. 154—166) ergab, durchaus unhaltbar ist. Dann wüsste ich aber mit Ausnahme Eines Organisationsverhältnisses nichts, was sich zu Gunsten einer solchen directen Turbellarienabstammung vorbringen ließe, und dieses Eine wird für sich allein wohl kaum eine Entscheidung herbeizuführen vermögen. Ich meine nämlich das von mir (vergl. pag. 72) beschriebene vordere Darmdivertikel des *Capitella*-Embryos, ein Vorkommen, das unzweifelhaft an ähnliche Verhältnisse bei Turbellarien erinnert.

Diejenigen, die die Trochophoratheorie anerkennen und zugleich die Anneliden direct von Turbellarien ableiten, müssen implicite auch für die Rotatorien die gleiche Abstammung gelten lassen, eine Folgerung, die allein schon genügt, um jede Widerlegung unnöthig erscheinen zu lassen.

Viel eher könnte das umgekehrte Verhältnis in Frage kommen, ob etwa die Turbellarien von Rotatorien, resp. von der Trochophora

abzuleiten seien, wenn nicht die Gesammtheit aller Thatsachen entschieden dafür spräche, dass sich die Turbellarien schon früher, bevor das typische Trochophorastadium erreicht war, von der Ctenophoren ähnlichen Stammform abgezweigt hatten. Wie früh, das lässt sich auf Grund unserer heutigen Kenntnisse noch nicht entscheiden. Einer solchen Entscheidung näher bringen wird uns aber schon der Nachweis, ob den Turbellarien ein Subösophagealganglion zukommt oder nicht, indem dieses Ganglion (aus dem sich unserer Ansicht nach gemeinsam mit der Metamerie des Cölomesoblasts der Bauchstrang entwickelt hat) als ein wesentliches Trochophoraorgan zu betrachten ist. Kommt den Turbellarien (überhaupt den Platoden) ein solches Ganglion typisch zu, was ich nach den oben pag. 164 erwähnten Angaben Sommer's über *Distomum* für sehr wahrscheinlich halte, so rückt der Punkt der Turbellarienabzweigung sehr nahe an das Trochophorastadium herauf, kommt ihnen dagegen, wie Lang will, typisch ein solches Ganglion nicht zu, so rückt dieser Punkt tief in den Bereich der Ctenophoren ähnlichen Stammform hinab.

V. Bemerkungen über Furchung und Keimblätter.

Im ersten Theil dieser Untersuchung habe ich im Anschlusse an die grundlegende Arbeit Wilson's über *Nereis* für *Capitella* nachgewiesen, dass in sehr frühen Stadien des sich furchenden Eies einzelne durch abweichenden Modus und rascheres Tempo der Theilung sowie auch durch auffallende Beschaffenheit des Plasmas ausgezeichnete Zellen die Ausgangspunkte für bestimmte Organanlagen bilden. Ja es hat sich gezeigt, dass *Capitella* in Bezug auf die »vorzeitige Sonderung« dieser Organbildner oder Protoblasten *Nereis* sogar noch übertrifft.

Wenn man diesem Verhalten gegenüber sich erinnert, dass vor wenigen Jahren, hauptsächlich auf seine bekannten an Seeigeleiern angestellten Druckversuche gestützt, Driesch (94 pag. 69) schreiben konnte: »es liegt also nach allem Gesagten in der That kein Grund vor, in der Furchung etwas Anderes als reine Zelltheilung zu sehen: ja die Gleichheit der Furchungskerne ist direct durch Versuche bewiesen«, so erhellt, dass der Gegensatz in der Beurtheilung der frühesten Stadien der Eientwicklung größer ist, als wohl irgend ein Forscher noch vor einem Decennium etwa für möglich gehalten hätte.

Aber noch ist, seitdem der citirte Satz niedergeschrieben und von Anderen mehrfach nachgeschrieben worden, kein Lustrum verflossen, und schon hat sich gezeigt, dass, selbst wenn man die Interpretation der nicht unangefochten gebliebenen Experimente, auf welchen er beruht, gelten lässt, seiner so allgemein gehaltenen Fassung eine große Anzahl verlässlicher, widersprechender Befunde im Wege steht. Jener Satz war eben eine auf allzu dürftiger Basis errichtete und weit über das Ziel hinausschießende Verallgemeinerung.

Es muss anerkannt werden, dass Driesch das selbst eingesehen, und dass er auch die widersprechenden Thatsachen seitdem so objectiv, wie es sein principieller Standpunkt überhaupt zuließ, gewürdigt hat, wie aus folgender Stelle seiner »Betrachtungen über die Organisation des Eies« (96 pag. 81) hervorgeht. Er sagt da nämlich: »Frei von diesem Mangel [der Ctenophorenversuche] sind die auf Anregung E. B. Wilsons von Crampton ausgeführten ausgezeichneten Untersuchungen an den Eiern des Gastropoden *Ilyanassa*, deren Besprechung uns zugleich die höchste Complicationsstufe im Eibau vor Augen führt. Zwar lehren die Isolationen der Zellen *A*, *B*, *C* oder *D* hier auch nicht principiell mehr als die Ctenophorenversuche lehrten, aber die Thatsache, dass Entfernung der kernlosen Dotterkugel Ausfall des Mesoblasten und weiterhin der Mesoblaststreifen nach sich zieht, ist von der größten Bedeutung. Hier ist scharfe Analyse möglich: ein scharf umschriebener Theil des Eies ist entnommen und ein scharf gekennzeichnetes Organsystem des Embryo fehlt. Der Schluss, dass Bildungsbedingungen des letzteren in ersterem gelegen waren, ist hier mehr als bloße Wahrscheinlichkeit. Was für Gastropoden hier constatirt ist, wird auf Anneliden, *Myzostoma*, Nematoden etc. übertragbar sein: auch hier wird man von bestimmten Localisationsbeziehungen bestimmter Furchungszellen, und weiterhin bestimmter Eitheile zu bestimmten Embryonaltheilen reden dürfen« etc.

Dieses Verhalten Driesch's lässt hoffen, dass es zwischen den gegenwärtig mehr als nothwendig ihre Gegensätze gegen einander hervorkehrenden zwei Richtungen, nämlich zwischen derjenigen, die den historischen Factor perhorrescirt, dagegen alle Erscheinungen aus der Natur des gerade vorliegenden Objectes heraus erklären zu können glaubt, also der sogenannten Entwicklungsmechanik (Driesch-scher Schule) einer- und der sich auf die Descendenztheorie stützenden Entwicklungslehre andererseits allmählich noch zu einem Verständnisse

kommen kann. Hoffnungslos dagegen in dieser Hinsicht ist das Verhalten eines anderen führenden Vertreters jener entwicklungsmechanischen Richtung, nämlich das O. Hertwig's. In seinen ein Jahr nach der eben citirten Arbeit Driesch's publicirten Zeit- und Streitfragen (97 pag. 189) schreibt nämlich Hertwig Folgendes: »Wie die Ungleichheiten, die man an der unbefruchteten Eizelle in der Vertheilung von Protoplasma und Dotter beobachten kann, so haben auch die Ungleichheiten, welche während des Furchungsprocesses in der Größe und Anordnung der Embryonalzellen und in ihrem Gehalt an Dottermaterial entstehen, zunächst mit der Organdifferenzirung gar nichts zu thun. Wie beim unbefruchteten, so spricht auch beim befruchteten und abgefurchten Ei nichts dafür, dass die Zellen der verschiedenen, am Ei unterscheidbaren Bezirke schon die specificirten Substanzanlagen besonderer Organe repräsentirten; vielmehr müssen wir behaupten, dass erst dem weiteren Gang der Entwicklung vorbehalten ist, darüber zu entscheiden, was aus den einzelnen Zellen werden wird« etc.

Die einer solchen Auffassung entgegengesetzten embryologischen Thatsachen, insbesondere die von Driesch in ihrer vollen Bedeutung gewürdigten Versuche Crampton's werden vom Autor damit abgethan, dass er sagt, sie könnten eben so wenig wie das eigenthümliche Verhalten des Ctenophoreneies eine Stütze für die Mosaiktheorie von Roux abgeben.

Dieses Verfahren Hertwig's kann nur solche Leser, welche die Litteratur nicht kennen oder überhaupt auf ein eigenes Urtheil verzichten, beeinflussen; diejenigen dagegen, welche sich die Mühe nicht haben verdrießen lassen, von den sorgfältigen Untersuchungen der letzten Jahre, in denen für eine Reihe von Mollusken und Anneliden bestimmte Furchungszellen als Organbildner nachgewiesen wurden (ich nenne nur die Wilson's, Mead's, Lillie's und Conklin's), Kenntnis zu nehmen, werden sich wohl kaum Hertwig's Behauptung zu eigen machen, dass es erst dem weiteren Gang der Entwicklung vorbehalten sei, darüber zu entscheiden, was aus den einzelnen Zellen werden wird.

Dass die Behauptung, die Furchung sei nichts weiter als reine Zelltheilung (eine Behauptung, die selbst unter vielen auf dem Standpunkt der Descendenztheorie verharrenden Forschern vorübergehend einen unleugbaren Pessimismus hervorgerufen hat), falsch ist, geht, wie schon Eingangs erwähnt wurde, auch aus einer ganzen Reihe der im ersten Theil dieser Untersuchung niedergelegten Thatsachen

hervor, die ich hier nur zusammenzufassen brauchte. Was mich aber davon abhält, diesen Weg einzuschlagen, ist der mir erfreuliche Umstand, dass vor mir bereits Lillie, Mead und Conklin in ihren mehrfach citirten Abhandlungen an der Hand ähnlicher Thatsachen in ausgezeichneter Weise dargethan haben, wie ungereimt es ist, da entwicklungsmechanisch erklären zu wollen, wo nur Erwägungen phylogenetischer Natur am Platze sind. Ich werde, weil Conklin sich am eingehendsten geäußert und auch die Resultate der genannten Vorgänger schon mit berücksichtigt hat, speciell seine Ausführungen kurz wiedergeben und das, wodurch ich ihn zu ergänzen im Stande bin, an passender Stelle hinzufügen.

Am Schlusse des ersten Capitels seiner »allgemeinen Betrachtungen« constatirt Conklin nach Erörterung der verschiedenen Furchungstypen, dass für einzelne Vertreter so weit von einander abstehender Gruppen wie Anneliden, Gasteropoden, Lamellibranchiaten und Arthropoden der Nachweis erbracht worden ist, dass unter normalen Bedingungen aus ganz bestimmten Furchungszellen constant bestimmte Organe des Embryos oder des erwachsenen Thieres hervorgehen, und schlägt für diese Art der Furchung den Terminus »determinirte Furchung« vor. Von anderen Thiergruppen, wie den meisten Echinodermen, Cölenteraten und Vertebraten, ist zwar bis heute eine ähnliche Relation zwischen einzelnen Blastomeren und Organen nicht nachgewiesen worden; aber die Wahrscheinlichkeit, dass auch bei diesen eine solche Relation existire, ist um so größer, als ja die Behauptung, die Blastomeren hätten hier keine bestimmte prospective Bedeutung, sich nur darauf stützen kann, dass noch Niemand bei den betreffenden Formen überhaupt eine Blastomere von Anfang bis zu Ende der Entwicklung verfolgt hat. Gleichwohl schlägt Autor für diejenige Furchung, in der eine Prädetermination der Blastomeren noch nicht nachgewiesen werden konnte, den Terminus »indeterminirte Furchung« vor.

Mit Conklin hege ich die Überzeugung, dass, wie verschiedene Grade von determinirter Furchung auch verwirklicht sein mögen, die Anerkennung einer undeterminirten nur so lange dauern wird wie unsere mangelhafte Kenntnis. Als recht bezeichnend in dieser Hinsicht möchte ich darauf hinweisen, dass seit der Conklin'schen Publication, man könnte sagen, das Bollwerk der indeterminirten Furchung, nämlich die bekannten Druckversuche von Driesch und Hertwig, angegriffen worden sind. Heider nämlich (97 pag. 377) sagt (trotzdem er mit Driesch und Hertwig annimmt, dass sämmt-

liche Kerne des Organismus in ihrer idioplastischen Potenz gleichwerthig sind) in seinem Aufsatze über die Bedeutung der Furchung gepresster Eier: »Worauf ich Gewicht lege, ist nur das Factum, dass wir keine Ursache haben anzunehmen, dass bei der Furchung unter Pressung die Kerne irgend eine Verlagerung erfahren, welche die Kernsubstanzen an andere Stellen hinbringt, als dies unter normalen Verhältnissen der Fall sein würde. Wir sind gar nicht genöthigt eine derartige Annahme zu machen. Hierfür müssten erst speciell Beweise beigebracht werden. Die Furchung unter Pressung beweist also weder etwas für noch gegen die qualitative Kernhalbirung.«

Vollkommen schließe ich mich auch Conklin an, wenn er sagt: »There is, I think, a fallacy in Hertwig's much quoted dictum: ‚In consequence of the continuity of development, every older cell group must arise from a younger cell group, and so finally definite parts of the body from definite segment cells.' A true conclusion would be this: ‚And so finally definite parts of the body from any cell you please.' The fact that definite parts of the body come from definite cleavage cells means more than the mere continuity of development, and in this very fact the whole question at issue between determinism and indeterminism is contained.«

In der That ist der in diesem Dictum enthaltene Trugschluss so durchsichtig, dass es in Anbetracht des cardinalen Punktes, um den es sich handelt, schwer zu verstehen ist, dass er auch noch durch andere Autoren (so mehrfach durch Driesch) im Hertwig'schen Sinne benutzt werden konnte.

Im 2. Capitel bespricht Conklin die Zellen- und Regionen-Homologien.

Er gedenkt vor Allem der so überraschenden, zuerst durch Wilson hervorgehobenen Übereinstimmungen in der Furchung der Anneliden, Polycladen und Gasteropoden. Es sind nämlich: 1) Zahl und Richtung der Furchungen bei allen drei Gruppen bis zum 28-Zellenstadium dieselben. 2) Sind bei allen gleicherweise 4 Makromeren und 3 Quartette von Mikromeren vorhanden, und von letzteren erleidet das 1. Quartett 3 spirale Theilungen in alternirenden Richtungen, wogegen das 2. sich nur 1mal theilt. Hier [so meinte irrthümlich Wilson! vergleiche unten meine betreffenden Zusätze] hört die Übereinstimmung für die Polycladen auf, wogegen dieselbe für Anneliden und Gastropoden noch einen Schritt weiter geht, indem 3) die 3 Mikromeren-Quartette bei Anneliden und Gastropoden

Ectomeren repräsentiren und 4) bei beiden der Mesoblast aus $D4$ entsteht. Von da ab meinte Wilson [ebenfalls irrthümlich, wie aus dem Folgenden sich ergeben wird], dass die Anneliden von den Gastropoden desshalb abwichen, weil das Kreuz bei beiden sowohl seiner Entstehung und Lage, als auch seiner Bestimmung nach durchaus verschieden sei, und überdies das Velum der Gastropoden einen ganz anderen Ursprung als der Prototroch der Anneliden habe.

Lillie hat sodann die vorerwähnten Übereinstimmungen zwischen Anneliden und Gastropoden auch auf die Lamellibranchiaten ausgedehnt und die neue hinzugefügt, dass 5) der 1. Somatoblast ($d2$) bei Anneliden und Lamellibranchiaten genau dieselbe Entstehung, Lage und auch das gleiche Schicksal aufweist, indem 6) aus ihm in beiden Fällen Wachsthumspunkt und Bauchplatte hervorgehen.

Conklin selbst endlich hat die Übereinstimmungen zwischen Anneliden und Gastropoden noch um folgende vermehrt: 7) dass die Rosette-Serie der Gastropoden dem Kreuz der Anneliden und die intermediären Gürtelzellen der Anneliden dem Kreuz der Gastropoden entsprechen, dass also die von Wilson betonten Verschiedenheiten der beiderseitigen Kreuze keine tiefgreifenden sind. Gleiches hat er auch 8) gegenüber den von Wilson hervorgehobenen Unterschieden in Bezug auf Velum und Prototroch nachgewiesen. Weiter hebt er hervor, dass wie bei Anneliden so auch bei Mollusken 9) aus den apicalen Zellen ein apicales Sinnesorgan hervorgeht, dass 10) die supraösophagealen Ganglien und die Gehirncommissur offenbar bei beiden aus denselben Zellgruppen ihren Ursprung nehmen, dass ferner 11) vom 4. Quartett bei beiden der Quadrant D Mesoblast + Entoblast, A, B und C dagegen nur Entoblast enthalten, dass 12) bei Gastropoden und gewissen Anneliden ein 5. rein aus Entoblast bestehendes Quartett gebildet wird, dass 13) bei Gastropoden und Lamellibranchiaten larvaler Mesoblast aus gleichen Mikromerengruppen entsteht [vergleiche weiterhin meine Zusätze den Mesoblast betreffend] und dass endlich 14) auch die Achsenverhältnisse aller Blastomeren (mit Ausnahme der 4 Makromeren?) in beiden Gruppen dieselben sind.

»What a wonderful parallel is this between animals so unlike in their end stages!« ruft Conklin aus. »How can such resemblances be explained? Are they merely the result of such mechanical principles as surface tension, alternation of cleavage, etc. or do they have some common cause in the fundamental structure of the protoplasm itself?«

Und nachdem er die Unhaltbarkeit entgegengesetzter, insbesondere von Driesch geltend gemachter Auffassungen (auf die wir noch zu sprechen kommen) zu erweisen versucht hat, schließt er die Erörterung dieser Frage mit den Worten: »I believe there is no escape from the conclusion that the protoblasts of homologous organs are as certainly homologous as are the organs to which they give rise, that the protoblasts of homologous layers are as surely homologous as are those layers, and that the protoblasts of definite regions are as much homologous as are those regions. We therefore reach the conclusion that, in related organisms with determinate cleavage, homologies may be predicated of single cells, whether they be protoplasts of the nervous system, the excretory system, or the locomotor apparatus; of the ectoderm, the mesoderm, or the endoderm; of the right or left, the anterior or posterior portions of the body.«

Die Parallele, welche Conklin mit Recht als wunderbar bezeichnet, wird nun aber durch mehrere Nachweise dieser meiner Arbeit noch erheblich gesteigert.

Ich hebe vor Allem hervor die identische Entstehung des Stomodäums bei Anneliden und Rotatorien aus den Mikromeren des 2. (und 3.?) Quartetts, eine Identität, die sich wahrscheinlich auch noch auf Turbellarien und Mollusken erstrecken wird.

Sodann meine Nachweise in Bezug auf den Mesoblast.

Wilson war, wie im Vorhergehenden schon bemerkt wurde, der Meinung, dass im Mesoblast zwischen Anneliden und Mollusken einer- und Turbellarien andererseits ein tiefer Gegensatz herrsche, indem bei den ersteren ausschließlich eine Makromere (*D*4) Mesoblast, und die 3 Mikromeren-Quartette ectodermale Organe, bei den letzteren dagegen umgekehrt 1 oder 2 dieser Mikromeren-Quartette allein Mesoblast bilden sollten. »This remarkable divergence« sagt Wilson (92 pag. 441) »between the polyclade on the one hand and the mollusk and annelid on the other is a fact of capital importance, for it proves that cells having precisely the same origin in the cleavage, occupying the same position in the embryo, and placed under the same mechanical conditions, may nevertheless differ fundamentally in morphological significance.«

Dieser Gegensatz existirt nun aber in Wahrheit nicht, indem, wie oben pag. 195—207 ausführlich dargelegt wurde, einerseits der Nachweis geführt ist, dass bei Anneliden und Mollusken außer *D*4 auch Mikromeren des 2. und 3. Quartetts, und andererseits aus den vorhandenen Angaben nahezu mit Sicherheit sich schließen ließ, dass

bei Turbellarien außer den Mikromeren auch $D4$ an der Bildung des Mesoblasts Theil nimmt.

Weil bei *Unio* Eine Zelle des 2. Mikromeren-Quartetts ($a22$), also eine derjenigen, die bei *Nereis* zu den Stomatoblasten Wilson's (Oesophagoblasten Eisig) gehört, den larvalen Mesoblast liefert, meinte auch Lillie (95 pag. 37), dass Furchungszellen gleichen Ursprunges bei im Übrigen vielfache Übereinstimmungen aufweisenden Formen ein verschiedenes Schicksal haben könnten. Dagegen machte Mead (97 pag. 283) in treffender Weise geltend, dass eine kritische Prüfung der Thatsachen zu einem ganz anderen Schlusse führt: »Lillie describes« sagt er an citirter Stelle: »two or three small cells as budded off from $a22$ before the latter sinks into the interior to form the larval mesoblast. In other words, $a22$ divides into a group of cells, one of which is the actual larval mesoblast. What becomes of the others? There is no reason for believing that the product of the division of $a22$, which in *Nereis* becomes a stomatoblast, corresponds in origin to that which in *Unio* becomes the larval mesoblast. But there is excellent reason for believing that it does not, for it is the lower product of the first division which in *Nereis* forms the stomatoblast, and the upper product, which in *Unio* gives rise to the larval mesoblast.«

Diese Widerlegung ist um so mehr am Platze, als ich für *Capitella*, wo ja ebenfalls die Bildung des einen Mesoblast-Componenten von den Mikromeren ausgeht, nachgewiesen habe, dass es in der That nicht die betreffenden Mikromeren selbst, nämlich $c3$ und $d3$ sind, welche den Cölomesoblast liefern, sondern die Tochterzellen derselben, nämlich $c31$ und $d31$. Bei *Capitella* gilt sogar das Gleiche auch für den anderen Mesoblast-Componenten, den Pädomesoblasten (der hier im Gegensatze zu den anderen Formen aus M hervorgeht), indem nicht die Theilungsproducte von M, also $m1$ und $m2$, sondern die Tochterzellen dieser, also $m12$ und $m22$, die Pädoteloblasten repräsentiren, wogegen ihre Mutterzellen ($m11$ und $m21$) den vorderen Theil der Bauchplatten liefern.

Es werden also nach alledem die Homologien der Mutterzellen durch ihre Beziehungen zur Mesoblastbildung gar nicht berührt.

Die Aufdeckung dieses Verhaltens ist nun aber in mehr als einer Hinsicht von der höchsten Bedeutung.

Vor Allem in Bezug auf die Vergleichbarkeit der Mesoblastbildung der Turbellarien mit der der Anneliden und Mollusken. Sollte es sich nämlich herausstellen, dass auch bei den ersteren

nicht die Zellen des 2., resp. des 2. und 3. Mikromeren-Quartetts selbst, sondern (ähnlich wie bei *Unio* und *Capitella*) die Tochterzellen derselben die Mesoblastanlage liefern, so bliebe auch bei den Turbellarien den betreffenden Mutterzellen ihr Charakter als Mikromeren und zugleich ihre Homologie mit den entsprechenden Zell-Quartetten von Anneliden und Mollusken gewahrt.

Auf Grund der Arbeiten von Hallez, Selenka und Lang lässt sich darüber nichts aussagen, neue Untersuchungen über Turbellarien-Entwicklung müssen zur Entscheidung dieses so interessanten Punktes angestellt werden.

Sodann ist die Aufdeckung dieses Verhaltens überaus bedeutungsvoll im Hinblicke auf die Genese des Mesoblasts.

Ich habe oben pag. 207 meine vergleichende Untersuchung über die Mesoblast-Entwicklung mit folgenden Sätzen geschlossen:

1) Die Polzellen (Teloblasten) des Mesoblasts sind weder ein Product des Ectoderms noch ein Product des Entoderms. 2) Die Cölоteloblasten entstehen meistens aus den Makromeren, können aber auch aus den Mikromeren hervorgehen. 3) Die Pädoteloblasten entstehen meistens aus den Mikromeren, können aber auch aus den Makromeren hervorgehen; und habe daraus den Schluss gezogen: die Teloblasten des Mesoblasts können verschiedenen Furchungszellen beigemengt sein, ohne dass dies den ihnen inhärirenden Charakter irgendwie beeinflusst.

Das »beigemengt sein« bezog sich natürlich auf das in Rede stehende Verhalten, nämlich auf die Thatsache, dass die Mikromeren oder Makromeren nicht selbst in der Bildung der Teloblasten aufgehen, sondern dass es vielmehr Tochterzellen jener sind, und zwar meist sehr eigenthümlich sich verhaltende sowie durch die Art ihrer Theilung oder Sprossung ausgezeichnete Zellen.

In dem Capitel über die Genese des Mesoblasts (vergl. pag. 212) habe ich ferner zu erweisen gesucht, dass von allen Hypothesen über den Ursprung des Mesoblasts nur eine sich mit den Thatsachen der Entwicklungsgeschichte in Einklang bringen lässt, nämlich die durch Hatschek und Rabl aufgestellte, der zufolge die Mesoteloblasten von Geschlechtszellen abstammen. Mir scheint nun in der Thatsache, dass diese Teloblasten nicht direct aus solchen Zellen hervorgehen, welche wir als Organbildner des künftigen Ectoderms oder Entoderms kennen, dass sie diesen dagegen nur »beigemengt« sind, ein scharfer Hinweis auf das entsprechende Verhalten der Geschlechtszellen niederer Thiere zu liegen, von denen ja auch

angegeben wird, dass sie aus beiden Blättern hervorgehen, resp. (wenn wir ihre von den beiden Blättern ab origine unabhängige Natur anerkennen) verschiedenen Zellen des Ecto- oder Entoderms »beigemengt« sein können.

Und weiter folgt hieraus, dass wir bei dem Teloblasten des Mesoblasts darauf gefasst sein müssen, auf weniger constante Lagerungsverhältnisse als bei solchen Organbildnern zu stoßen, welche sich aus einem dem Ecto- oder Entoderm bereits fest eingefügten Zellcomplex heraus zu entwickeln hatten. Damit steht denn auch in bestem Einklange mein oben citirter Schluss: die Teloblasten des Mesoblasts können verschiedenen Furchungszellen beigemengt sein, ohne dass dies den ihnen inhärirenden Charakter irgendwie beeinflusst.

Eine weitere Steigerung erfährt noch die in Rede stehende »wunderbare Parallele« durch die von Seiten meiner Vorgänger nicht betonte Möglichkeit, alle die für die Turbellarien, Anneliden, Mollusken etc. stabilirten Übereinstimmungen auf eine gemeinsame Stammform, die Trochophora, zurückzuführen, sowie durch die fernere Möglichkeit, diese Stammform von einem noch heute Vertreter aufweisenden niederen Typus, nämlich von Ctenophoren ähnlichen Wesen abzuleiten. Indem ich in Betreff dieser Ableitung auf den vorhergehenden Abschnitt verweise, greife ich nur Einen Punkt heraus, um daran einige für die Beurtheilung der Homologien wichtige Erörterungen zu knüpfen.

Wir haben gesehen, dass in einem gewissen Furchungsstadium der aborale Pol des Eies bei zwei so weit von einander abstehenden Gruppen wie Anneliden und Mollusken gleicherweise eine exquisit radiäre Anordnung der Mikromeren aufweist. Es handelt sich (vergl. pag. 145) um die Anlage der Rosette, des Kreuzes und der Trochoblasten, oder, wenn wir die betreffenden Organe ins Auge fassen, um die Anlage des apicalen Organs, der Cerebralganglien und des Prototrochs. Niemandem, der die beiderseitigen Anlagen auch nur flüchtig ins Auge fasst, kann ihre große Übereinstimmung entgehen. Weil aber in den beiden Fällen die so ähnlichen Anlagen, insbesondere die des Kreuzes und Prototrochs oder Velums bei Mollusken und Anneliden nicht genau je aus denselben Furchungszellen hervorgehen, meint Wilson, sie seien nur analog nicht homolog. Die Blochmann'schen Angaben, auf welche sich Wilson hierbei seiner Zeit stützte, haben zwar seitdem (wie im Vorhergehenden mehrfach erwähnt wurde) durch Lillie und Conklin eine derartige Correctur

erfahren, dass die fraglichen Unterschiede dadurch bedeutend verringert erscheinen, immerhin bestehen aber auch jetzt noch solche. Nun ist es aber doch, wie Conklin schon mit Recht hervorgehoben hat, auch a priori gar nicht wahrscheinlich, dass bei so divergent gewordenen Gruppen wie Anneliden und Mollusken der Keim oder das sich furchende Ei von den Einflüssen, die zu dieser Divergenz der beiderseitigen Entwicklung geführt haben, ganz unberührt bleiben konnte. Demgemäß ist auch keine complete Homologie der Zellen, dagegen nur eine solche der Zellregionen zu erwarten. Und diese ist vorhanden, in so hohem Grade vorhanden, dass, wie Lillie (95 pag. 37) treffend sagt: »The most striking feature is not the contradictions existing, but the wonderful agreements.«

Dass wir nicht complete Homologie jeder einzelnen Zelle, sondern nur solche der Regionen zu finden hoffen dürfen, lässt sich nun aber noch eindringlicher erweisen, wenn wir die fraglichen Anlagen anstatt nach der divergirenden, nach der convergirenden Richtung hin ins Auge fassen, das heißt wenn wir ihr die entsprechenden Organe der Ctenophoren ähnlichen Stammform gegenüberstellen.

Pag. 145 sagte ich: »Lediglich an dieselben Ctenophoren wird man aber auch Angesichts der radiären Gebilde unseres Anneliden-Embryos erinnert. Wie nämlich bei den ersteren von dem am aboralen Pole gelegenen Sinneskörper aus nach Chun 8 Züge von Ectodermzellen als Nerven zu den mit Schwimmplättchen besetzten 8 Rippen ausstrahlen, so strahlen auch bei dem letzteren von der am aboralen Pole gelegenen Rosette aus anfänglich 4, später 8 Züge von Ectodermzellen (nämlich die des Kreuzes) zu der anfänglich aus 4 Zellenpaaren bestehenden Anlage des Prototrochs.«

Ist es nun, Angesichts des innigen Connexes, in dem der Sinneskörper, die 8 Züge von Ectodermzellen (Nerven) und die 8 mit Schwimmplättchen besetzten Rippen schon bei den Ctenophoren stehen, nicht natürlich, dass bei der allmählichen Umwandlung dieser oder doch ähnlicher Gebilde in das apicale Organ, die Cerebralganglien und den Prototroch, oder in das Velum, Zellverschiebungen in den benachbarten, ursprünglich zu einer physiologischen Einheit verbundenen Regionen stattgefunden haben? Lediglich Zellverschiebungen sind es aber, welche die Verschiedenheiten in der Anlage des Kreuzes und Velums zwischen Anneliden und Mollusken bedingen.

Es muss alle Diejenigen, welche auf dem Standpunkte der Descendenztheorie stehen und demgemäß auch die Furchung als eine

Phase der nur von diesem Standpunkte aus zu begreifenden Entwicklungsgeschichte betrachten, interessiren, wie sich die Gegner dieser Auffassung, also Diejenigen, die davon ausgingen, die Furchung als reine Zelltheilung zu proclamiren, die im Vorhergehenden erörterte, wunderbare Parallele zwischen den frühesten Stadien von Turbellarien, Anneliden und Mollusken zu erklären versuchten.

Wiederum ist es Driesch, der diese für die Entwicklungsmechanik, wie man meinen sollte, nicht eben bequeme Thatsache beachtet hat, und zwar mehrfach in etwas von einander abweichender Weise.

Da nun die fragliche Parallele meiner Ansicht nach einen der vielen Fälle repräsentirt, wo sich zeigen lässt, wohin der Wahn führt, da lediglich aus dem vorliegenden Object heraus erklären zu können, wo nur die Berücksichtigung der Beziehungen zu einem relativen Verständnisse zu führen vermag, so will ich die Äußerungen Driesch's der Reihe nach zum Abdruck bringen.

1) In seiner 6. entwicklungsmechanischen Studie (92 pag. 41) heißt es:

»Es sind also gewisse äußere Umstände [Verfasser erwähnt unmittelbar vorher die Versuche mit Wärme und Druck], welche die Furchung beherrschen, in Form empirischer Gesetze ganz oder nahezu bekannt. Wir können daraus immerhin Manches lernen, so wird uns die auffallende Ähnlichkeit, welche die Furchungstypen von Polycladen (Selenka, Lang), Gastropoden (Rabl, Blochmann, Fol etc.) und Anneliden (Wilson) darbieten, nicht so sehr frappiren; wir haben ein leises Verständnis dafür gewonnen, wesshalb Furchungsbilder nicht systematisch verwerthbar sind.«

2) In der analytischen Theorie der organischen Entwicklung (94 pag. 69) kommt nach dem Satze, wo Driesch die Furchung noch als reine Zelltheilung qualificirt, Folgendes: »Die Thatsache ferner, dass durchaus verschiedene Thierformen (Polycladen, Gastropoden, Anneliden) nahezu identische Furchungsbilder zeigen, scheint ebenfalls die nicht eigentlich morphologische Natur dieser Bilder als solcher zu beweisen und dürfte gestatten, auch dort, wo (wie bei *Nereis*) gleichsam spontan ein typisches Furchungsbild auftritt, nur die Folge einer zur Zeit freilich unbekannten Structur des Eies zu sehen.«

3) In seinen Neueren Beiträgen zur exacten Formenkunde in englischer Sprache I. (95 pag. 416) sagt endlich Driesch, nachdem er die durch Wilson unterschiedenen Furchungstypen besprochen:

»Wenn auch nicht durchaus, so sind also doch in sehr wesentlichem Maße die Furchungsbilder mechanisch verständlich, wofür auch die Thatsache spricht, dass dieselben, bei *Nereis*, bei Polycladen und bei Gastropoden nahezu identisch gestaltet sind; das spricht zugleich gegen ihren Werth für phylogenetische Ableitungen.«

In dem ersten der citirten Sätze wird constatirt, dass sich die auffallende Ähnlichkeit der Furchungstypen von Polycladen, Gastropoden und Anneliden auf Grund der Thatsache verstehen lässt, dass gewisse äußere Umstände in Form empirischer Gesetze die Furchung beherrschen. Der zureichende Grund für die Ähnlichkeit der Furchungsbilder sind also die äußeren Umstände.

In dem dritten Satze wird constatirt, dass die Furchungsbilder in sehr wesentlichem Maße mechanisch verständlich sind, und dass dem so sei, dafür spreche auch die Ähnlichkeit der Furchungsbilder bei Polycladen, Gastropoden und Anneliden. Einer der zureichenden Gründe für die »mechanische Verständlichkeit« sind demnach die Furchungsbilder.

Ich muss gestehen, dass ich mit diesem Raisonnement nichts anzufangen weiß. Wenden wir uns daher zum zweiten Satze.

Diejenigen, welche eine Blutsverwandtschaft oder ein gegenseitiges Abstammungsverhältnis der Organismen gelten lassen, werden in der großen Ähnlichkeit der Furchungsbilder von Turbellarien, Anneliden und Mollusken nicht nur keine Schwierigkeit erblicken, im Gegentheil, sie müssen darin lediglich eine weitere Stütze für ihre auf so vielen anderen Thatsachen schon fußende Ansicht erkennen, dass im endgültigen Zustande so weit von einander abweichende Thiergruppen gleichwohl eine gemeinsame Abstammung haben. Ihnen bedeutet daher die Ähnlichkeit der Furchungsbilder nur Ein Glied der langen Kette von Stadien, in der die Reihe der Vorfahren mehr oder weniger deutlich recapitulirt wird. Als concretes Beispiel erinnere ich an die den Anneliden und Mollusken gleicherweise zukommenden Furchungsbilder der Rosette, des Kreuzes und des Trochoblastenringes als Recapitulation des Ctenophorenstadiums.

Für Diejenigen dagegen, welche, wie Driesch und seine Schule, einen solchen phylogenetischen Zusammenhang nicht anerkennen, erwächst aus der Ähnlichkeit der Furchungsbilder in der That eine Schwierigkeit. Warum nämlich — so muss die Frage lauten — treten in der Entwicklung von Turbellarien, Anneliden und Mollusken nahezu identische Furchungsbilder auf, obgleich sie nicht mit einander verwandt sind? Welches sind die (mechanischen?) Factoren, die es

bedingen, dass unabhängig von einander entstandene und endgültig so verschiedene Thierformen gleichwohl in frühen Entwicklungsstadien einen so übereinstimmenden Habitus darbieten?

Anstatt dieser, wie mir scheint, unabweisbaren Forderung Genüge zu leisten, was geschieht? Der Standpunkt wird einfach umgekehrt: anstatt nämlich das der unbewiesenen Prämisse (nicht morphologische Natur der Bilder) Widersprechende (Identität der Furchungsbilder) zu erklären, wird im Gegentheil die Identität der Furchungsbilder als Beweis ihrer nicht morphologischen Natur hingestellt.

Dass wir es in dem Satze »Die Thatsache ferner, dass durchaus verschiedene Thierformen nahezu identische Furchungsbilder zeigen, scheint ebenfalls die nicht eigentlich morphologische Natur dieser Bilder als solcher zu beweisen« etc. mit nichts Anderem als einem Circulus vitiosus zu thun haben, erhellt sofort, wenn wir die vorausgesetzte Prämisse hinzufügen; denn dann heißt der Schluss ungefähr so: Polycladen, Gastropoden und Anneliden sind durchaus verschiedene Thiergruppen (haben keinen phylogenetischen Zusammenhang); gleichwohl kommen ihnen nahezu identische Furchungsbilder zu, ergo haben die Furchungsbilder keine morphologische (phylogenetische) Bedeutung.

Während ferner im ersten Satze die Furchungstypen als von »gewissen äußeren Umständen« beherrscht, im dritten als »mechanisch verständlich« hingestellt werden, erscheinen sie im zweiten Satze als »Folge einer zur Zeit unbekannten Structur des Eies«.

Wie es sich zusammenreimen lässt, dass die Furchung von äußeren Umständen beherrscht wird und zugleich die Folge einer zur Zeit unbekannten Structur des Eies darstellt, verstehe ich zwar nicht; aber einerlei, so unbedingt wie alle Diejenigen, welche auf dem Standpunkte der Descendenztheorie stehen, die Beherrschung der Furchung durch äußere Umstände ablehnen werden, eben so unbedingt werden sie zugeben, dass die nächste Ursache für dieselbe in der zur Zeit (und wohl noch auf lange hinaus) unbekannten Structur des Eies enthalten ist. Aber was ist damit gewonnen? Gar nichts; denn durch den Terminus »unbekannte Structur« wird nichts erklärt, sondern nur unsere Unwissenheit zum Ausdrucke gebracht. Um damit etwas erklären zu können, müsste eben diese unbekannte Structur bekannt sein.

Nun hat Driesch in seinen vor Kurzem erschienenen Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese in der That

versucht, diese Structur zu ergründen, und ich will daher die Resultate des Capitels »von der Natur der Eiorganisation« (96 pag. 87) citiren. Sie lauten: »Um zum Schlusse dieses Abschnittes unsere wichtigsten Resultate zusammenzufassen, so nöthigen also die Thatsachen, im Plasmabau jedes befruchteten Eies eines Bilateralthieres als Grundzug seiner Organisation eine polar-bilaterale Richtung seiner Theilchen (absichtlich halte ich dieses Wort ganz unbestimmt) anzunehmen, von der seine spätere bilaterale Organisation, durch mannigfache Auslösungen hindurch, abhängt. Dazu kommt bei vielen Eiern die Anwesenheit von einigen verschiedenen nicht mischbaren Substanzen (die in einigen Fällen merklich verschiedenes specifisches Gewicht besitzen), wodurch schon während der Furchung die Zellen zu wesentlich verschiedenen prospectiven Bedeutungen (Makro- und Mikromeren) prädisponirt werden können, und endlich in Eiern mancher Thiere das Vorhandensein bestimmt localisirter, bestimmter Substanzen, welche nothwendige Beziehungen zu gewissen früh fest anzulegenden Organen erkennen lassen; in welchem Grade solche Bauspecifica vorhanden sind, ist jedes Mal durch Beobachtung und Versuch zu ermitteln.«

Ich nehme davon Abstand, auf die Einzelheiten dieses Erklärungsversuches einzugehen, und beschränke mich darauf, zu constatiren, dass in demselben auch nicht einmal der leiseste Hinweis darauf enthalten ist, wie aus der Organisation oder Structur des Eies folge, dass in dem einen Falle diese Furchung und dieses Thier und im anderen Falle jene Furchung oder jenes Thier hervorgehen könne oder müsse.

Der Versuch, die Entstehung der verschiedenen Organismen aus der Structur des Eies heraus erklären zu wollen, ist und bleibt eben hoffnungslos. Was wir können, das ist die Natur der zeitlichen und räumlichen Beziehungen zwischen den Organismen festzustellen, das Complicirte auf das Einfachere zurückzuführen, bis wir schließlich auf ein Einfachstes, für den Morphologen nicht weiter Reducirbares stoßen, dem Eie ähnlich, doch ohne seine Unsumme latenter, durch Vererbung regulirter Potenzen. Da, an dieser einfachsten Structur, möge die Entwicklungsmechanik ihre Hebel ansetzen und zusehen, ob sie im Stande ist, mit Polarität, Oberflächenspannung, Schwerkraft, Tropismus, Taxis, nicht mischbaren Substanzen etc. etwas auszurichten.

Ich möchte nicht, dass der Schein entstehe, als ob ich durch die vorhergehende Kritik gewisser Ansichten Driesch's die wissen-

schaftliche Gesammtthätigkeit dieses Forschers hätte treffen wollen; denn ich erkenne den Werth seiner, sowie auch den der Arbeiten der übrigen Entwicklungsmechaniker vollkommen an, haben sie uns doch durch ihr experimentelles Vorgehen um eine Fülle interessanter, zum Theil ungeahnter Erfahrungen bereichert. Ja ich habe, gegenüber einer nicht zu leugnenden Verflachung, in welche vielfach die Speculationen phylogenetischen Inhaltes auszulaufen drohten, die neue Richtung zunächst als gesunde Reaction begrüßt. Was ich bekämpfe, das ist der beklagenswerthe, fundamentale Irrthum Derjenigen, die es für geboten hielten, den Standpunkt der Descendenztheorie zu verlassen, in dem Wahne, die einzelnen Objecte, unbekümmert um ihre genetischen Beziehungen, aus sich selbst heraus erklären zu können; und weil eben die vorliegende Arbeit passende Beispiele darbot, so habe ich an diesen zu zeigen versucht, wie jener Wahn ad absurdum führt.

In der That, wollte man die Entwicklung von *Capitella* rein aus sich selbst heraus, beziehungslos, nur aus den vermeintlich nächstliegenden Ursachen zu erklären versuchen, so bliebe sie ein fortlaufendes Räthsel. Denn es ließ sich beispielsweise, wie oben an den betreffenden Stellen dargelegt wurde, die Entwicklung des Stomodäums, Proctodäums und Mitteldarmes nur unter fortwährender Berücksichtigung des gewaltigen Einflusses der Brutpflege sowie der phylogenetischen Beziehungen verständlich machen.

Aus allem Vorhergehenden ergiebt sich, dass der in Bezug auf den Werth des Studiums der Furchung vielfach zu Tage getretene Pessimismus durchaus unberechtigt war. Nicht nur haben die in dieser Arbeit so häufig erwähnten, hauptsächlich aus den Schulen Whitman's und Wilson's hervorgegangenen embryologischen Untersuchungen dargethan, dass es unumgänglich ist, die Analyse mit dem Ei oder doch mit den frühesten Furchungsstadien zu beginnen, sie haben uns auch zugleich den Ausblick in ein unermessliches neues Arbeitsfeld eröffnet. Das Programm lautet, jedes Organ auf bestimmte Furchungszellen zurückzuführen, und zwar muss das für eine große Anzahl verschiedener Formen geschehen, aus dem einfachen Grunde, weil jede einzelne Eiesgeschichte eben so sich unter einem inneren und äußeren Kampfe ums Dasein mit den damit einhergehenden Consequenzen abgespielt hat, wie die des fertigen Thieres, und weil nur eine große Anzahl von Einzelerfahrungen uns in den Stand setzen kann, das Wesentliche vom Unwesentlichen unterscheiden zu lernen.

Es wäre daher auch sehr wünschenswerth, dass Diejenigen, welche im Hinblick auf entwicklungsmechanische Probleme die Furchung studiren, es weiterhin nicht mehr verschmähten, auch den Beziehungen der Furchungszellen zu den Organanlagen ihre Beachtung zuzuwenden; denn die Frage, ob aus dieser Zelle oder Zellgruppe dieses, und aus jener jenes Organ hervorgeht, ist doch sicherlich eben so wissenswerth, wie die Frage nach der Richtung der Spindeln oder der nach den Beziehungen zwischen Furchungsebenen und Körperebenen etc.

Einen ganz ähnlichen Pessimismus wie in der Beurtheilung der Furchung hat die einseitige Betonung des scheinbar der Regel Widersprechenden auch in der Beurtheilung der Keimblätterlehre hervorgerufen. Anstatt dass Diejenigen, welche das einzelne mit der Lehre angeblich unvereinbare Factum eruirt haben, zunächst alle Mittel der Untersuchung (und Logik) erschöpfen, um erst festzustellen, ob nicht wie schon in so vielen ähnlichen Fällen nur eine scheinbare Abweichung von der Regel vorliege, sind sie gleich bereit, aus dem incriminirten Einzelfall heraus eine Waffe gegen die doch durch Hunderte von Fällen schon gestützte Lehre zu schmieden. »Ob gegenüber diesem Verhalten die Lehre von den Keimblättern noch aufrecht erhalten werden kann«, heißt es bald schüchtern, oder »Von Keimblättern kann daher nicht länger die Rede sein«, heißt es bald nicht allzu bescheiden.

Wenn man mit erlebt hat, wie Dank einer Reihe bahnbrechender embryologischer Untersuchungen im Anfange der 60er Jahre die Keimblätterlehre sich auch als für die Wirbellosen gültig zu erweisen begann, wenn man sich weiter dessen erinnert, wie dadurch mit einem Schlage Zusammenhang und Ordnung in vorher chaotisches Durcheinander kam, so wird man sich nicht so ohne Weiteres dazu bereit finden lassen, diesen Pessimisten nachzugeben. Sie, die so leichten Herzens heute die Lehre von den Keimblättern und morgen die von der Descendenz wegwerfen, gleichen Jenen, die man im Leben als reiche Erben bezeichnet, und wie im Leben, so ist eben auch in der Wissenschaft das, was diese reichen Erben für das Weggeworfene darzubieten haben, nicht derart, dass man sich den Tausch gern gefallen lassen möchte.

Nicht etwa absichtslos, sondern um meinerseits gegen die eben charakterisirte Richtung zu protestiren, habe ich im zweiten Theil dieser meiner Untersuchung die Keimblätter als höchstes Eintheilungsprincip benutzt, und darin erblicke ich auch die Verpflichtung, das

Unzulängliche jener Richtung wenigstens an ein paar Fällen sachlich erweisen zu helfen.

Ich wähle hierzu vor Allem einen in dieser Untersuchung ausführlich behandelten Fall, nämlich die Bildung des Mitteldarmes bei *Capitella* und den Vergleich derselben mit ähnlichen Bildungen bei anderen Würmern sowie Arthropoden (vergl. oben pag. 171—185).

Bei *Capitella* werden, wie wir gezeigt haben, zunächst 11 Entoblasten gebildet, deren an den ventralen Pol gerückte Kerne zerfallen und in den Dotter einwandern. Hier gruppiren sie sich als Entodermmutterzellen und bilden einen durch das Prostoma nach außen mündenden Urdarm. Das Epithel dieses Urdarmes löst sich aber bald wieder auf, und um die abermals frei gewordenen Kerne gruppiren sich dann verzweigte Protoplasmamassen (Vitellophagen). Durch das Anastomosiren der Fortsätze dieser Vitellophagen oder amöboiden Entodermzellen werden die Dottermassen immer mehr abgekapselt und assimilirt, bis schließlich das definitive, dotterfreie Darmepithel zu Stande kommt.

Aus diesem Entwicklungsgange sowie aus dem Factum, dass auch ein ephemeres Proctodäum gebildet wird, habe ich den Schluss gezogen, dass *Capitella* einst ein typisches Gastrulastadium durchlief, und dass der in diesem Stadium gebildete Urdarm sich auch einst direct in den Mitteldarm umwandelte. Den Schlüssel zum Verständnis des heutigen, complicirten, von der typischen Entwicklung so abweichenden Modus der Darmbildung aber erblickte ich in der Ausbildung des colossalen Dotters (durch welchen das Ei von *C.* ausgezeichnet ist) sowie in der damit einhergegangenen Brutpflege.

Weiter wurde gezeigt, wie manche in der Litteratur aufgeführte, an sich betrachtet durchaus unverständliche Fälle der Entodermbildung bei Anneliden mit einem Schlage verständlich werden, wenn wir das fehlende (weil entweder vom Autor übersehene oder nicht mehr zur Recapitulation gelangende) Glied, nämlich die vorübergehende Urdarmbildung, einreihen.

Besonders interessant gestaltete sich aber der Vergleich mit den ebenfalls durch den Besitz eines reichlichen Nahrungsdotters ausgezeichneten Arthropoden, wo nahezu identische Fälle der Mitteldarmbildung (so bei *Palaemon*) vorkommen.

Kein Thierkreis ist daher auch geeigneter, uns die Schritte, welche die Mitteldarmbildung in Folge dieser Nahrungsdottervermehrung durchlaufen hat, ontogenetisch vor Augen zu führen, als

der der Arthropoden, so dass es schwer verständlich ist, wie über die sog. Dotterzellen dieser überhaupt noch Meinungsverschiedenheiten bestehen können. Erscheint es doch selbst in jenen extremen Fällen, wo sie jede directe Beziehung zum Mitteldarm verloren haben, klar, dass sie eins sind mit den Vitellophagen, also mit den amöboid gewordenen Zellen des Urdarmepithels oder der seine Stelle einnehmenden Entodermanlage.

Dieser unabweisbaren Folgerung hat denn auch kürzlich Heymons Ausdruck verliehen, und damit kommen wir zu dem uns hier speciell angehenden Punkte. Nachdem nämlich Heymons, im Einklange mit Angaben einzelner früherer Autoren, den Nachweis geführt hat, dass der Mitteldarm der pterygoten Insecten durch Auswachsen zweier vom Stomodäum und Proctodäum ausgehender Zellenschichten gebildet wird, also ectodermaler Natur ist, sagt er von den Dotterzellen (95 pag. 125): »Nach den über die Entwicklung der letzteren [nämlich der Apterygoten und Myriopoden] bis jetzt vorliegenden spärlichen Mittheilungen hat sich ergeben, dass die Dotterzellen thatsächlich zum definitiven Mitteldarmepithel werden, und dass dann also nichts im Wege steht, diese Zellen nun auch als Entoderm aufzufassen . . . Letzteres könnte die Vermuthung nahe legen, dass auch bei den Insecten die Dotterzellen ursprünglich noch den Mitteldarm gebildet haben. Man würde sich vorzustellen haben, dass die assimilirende Thätigkeit der Dotterzellen sodann im Laufe der Zeit nur mehr auf die larvale, resp. embryonale Entwicklungsperiode sich beschränkt habe, und dass damit nach und nach eine allmähliche Verdrängung des ursprünglichen Darmepithels durch vom Vorder- und Enddarm auswachsende Epithelplatten vor sich gegangen sei.«

Man sollte nun glauben, dass hieraus nur Ein Schluss möglich war, und zwar der: bei gewissen Insecten ist die Complication in Bezug auf die das Entoderm repräsentirenden Dotterzellen so weit gediehen, dass diese Zellen überhaupt keinen Antheil mehr am Aufbau des Mitteldarmes nehmen, indem letzterer durch zwei vom Stomodäum und Proctodäum ausgehende Zellschichten substituirt wird.

Man sollte ferner glauben, dass der Versuch sich aufdrängen musste, diese Substitution als das hinzustellen, was sie ist, nämlich als extremes Glied einer beim normalen Geschehen beginnenden wohl vermittelten Reihe (vergl. oben pag. 182).

Man sollte endlich glauben, dass auch ein Hinweis am Platze gewesen wäre darauf, ob und in wie weit wir etwa in dem Übermaß der Dotteranhäufung und der in Folge dessen immer mehr

gesteigerten Complication der Mitteldarmbildung einen Anstoß zur fraglichen Substitution vermuthen dürfen (vergl. oben pag. 184).

Nichts von dem. Anstatt dessen schließt Heymons (95 pag. 129): »Es besteht somit der Körper der Insecten im ausgebildeten Zustande allein aus Ectoderm und Mesoderm, ohne dass es möglich wäre, irgend einen Bestandtheil mit dem Entoderm (dem primären inneren Blatte) anderer Thiere zu homologisiren. Damit dürfte schon die Unzulänglichkeit der Keimblättertheorie zur Genüge sich documentiren. Denn man wird unmöglich den beiden primären Blättern eine grundlegende Bedeutung ferner noch zuschreiben können, wenn es Metazoen giebt, welche sehr wohl ohne eines dieser beiden Blätter zu existiren vermögen.«

Ich will ganz davon absehen, dass, seitdem das niedergeschrieben wurde, Heymons selbst (97 pag. 617) von einem Insect, nämlich von *Lepisma*, die ursprüngliche Mitteldarmbildung nachweisen konnte (vergl. oben pag. 183), dass also dadurch schon der erste Satz des Citats in seiner allgemeinen Fassung hinfällig wird. Strict mich an das Citat haltend, möchte ich nun aber zu bedenken geben, wohin es mit unseren wissenschaftlichen Einsichten käme, wenn wir darauf eingingen, bei der Erörterung morphologischer Probleme lediglich die Thiere »im ausgebildeten Zustande« ins Auge zu fassen. Wir würden eben unfehlbar auf ein Niveau der Forschung zurückversetzt, das etwa dem gleich käme, wo man die Flügel der Insecten, die Flügel der Vögel und die Flügel der Fledermäuse mit einander verglich.

Dass es Metazoen giebt, die im fertigen Zustande ohne eines der primären Blätter existiren können, ist gewiss ein interessantes Factum. Wie kann man aber dieses Factum als Einwand gegen die Lehre von den Keimblättern geltend machen, nachdem nachgewiesen ist, dass das im fertigen Zustande fehlende Blatt während der Entwicklung der betreffenden Thierformen angelegt erscheint und nachweislich secundär zurückgebildet und vom anderen substituirt wird?

Auch das ist sicherlich ein interessantes Factum, dass Zellgruppen der beiden ectodermalen Endabschnitte des Darmcanals, welche in der Regel an den speciell vom Mitteldarme geleisteten Functionen keinen oder doch nur einen geringen Antheil nehmen, allmählich die Rolle dieses Mitteldarmes zu übernehmen vermögen. Aber sollte etwa von diesem Gesichtspunkte aus unser Fall der Keimblätterlehre gefährlich werden können, Angesichts der unerhörten Contraste, die wir in den Differenzirungen dieser Blätter auch sonst schon als etwas

Selbstverständliches zu registriren gewohnt sind? Ist etwa beispielsweise der morphologische und physiologische Contrast zwischen einer Zelle der Retina und derjenigen eines Hautpanzers geringer als der zwischen einer Zelle des Hinterdarmes und derjenigen des Mitteldarmes?

Was aber in letzter Instanz diese sowie viele ähnliche unzutreffende Angriffe auf die Lehre von den Keimblättern hervorgerufen hat, das ist die durchaus falsche Vorstellung von ihrer Dignität. Die Keimblätterlehre ist kein a priori construirtes Axiom, welches aussagt, dass auf Grund dieser oder jener morphologischen oder physiologischen Qualität lediglich nur dieses oder jenes Organ aus dem einen oder anderen Blatte entstehen kann, sondern sie ist umgekehrt eine auf einer sehr großen Anzahl von Thatsachen basirende Generalisation und findet daher, eben so wie alle anderen Generalisationen, in der Natur dieses ihres Zustandekommens auch die Grenzen ihrer Anwendbarkeit.

Der Hauptwerth der Keimblätterlehre liegt in ihrer heuristischen Bedeutung. Lediglich dieser ist es zu verdanken, wenn wir alle jene im Vorhergehenden erörterten Fälle, wo Dotteranhäufung und Brutpflege zu so schwer entwirrbaren Organisationsverhältnissen geführt haben, schließlich als Modificationen des ursprünglich auch bei ihnen verwirklicht gewesenen normalen Geschehens zu begreifen vermochten. Wie anders, als auf Grund der Lehre von den Keimblättern und der Gastrula, wollte man beispielsweise die an sich unverständliche Thatsache erklären, dass bei *Capitella* ein durch ein Stomodäum vorübergehend nach außen mündender Urdarm angelegt und wieder aufgelöst, und ebenfalls vorübergehend ein Proctodäum angelegt wird? Nur vermöge der Einsicht, dass hierdurch das (früher auch für *C.* typische) Gastrulastadium recapitulirt wird, erscheinen diese an sich unverständlichen Thatsachen verständlich.

Am schärfsten wird aber gegenwärtig die Lehre von den Keimblättern auf Grund gewisser Thatsachen der Regeneration und Knospung angegriffen.

Auch in Bezug darauf will ich nur Einen mir nahe liegenden (weil Anneliden betreffenden) Fall herausgreifen, um durch ihn zu zeigen, wie es mit den Einwänden dieser Art beschaffen ist.

Im Anschlusse an frühere Untersuchungen v. Wagner's (93 pag. 294), denen zufolge die Regeneration des Stomodäums und Proctodäums von *Lumbriculus* lediglich vom Entoderme ausgehen sollte, fand auch Rievel (96 pag. 289—335) bei verschiedenen Anneliden die gleiche

Art der Regeneration dieser bei der embryonalen Entwicklung bekanntlich vom Ectoderme aus entstehenden Darmabschnitte. Während nun Wagner sich noch darauf beschränkte, aus seinem Ergebnisse den Schluss zu ziehen, dass Regeneration und Ontogenese keine parallel gehende Vorgänge seien, schloss daraus Rievel (l. c. pag. 334) bereits außerdem noch das Folgende: »Aus diesen Angaben ergiebt sich somit, dass die Keimblättertheorie ohne Weiteres auf regenerative Processe nicht anwendbar ist. Ob die Keimblättertheorie in ihrer bisherigen Fassung auch in der Embryonalentwicklung bestehen bleiben kann, müssen weitere Untersuchungen lehren. Fast scheint es, als ob sie durch die Ergebnisse der Embryonalentwicklung an Dermapteren und Orthopteren von Heymons, sowie durch die Vorgänge bei der Entwicklung des Polypoids der Ectoprocten und durch die schon früher erwähnten Entwicklungsvorgänge bei der Knospung der Tunicaten erschüttert sei« etc.

Nun wurde aber kurz nach dem Erscheinen von Rievel's Arbeit und ganz im Gegensatze zu ihr durch Hepke (96 pag. 513) nachgewiesen, dass bei den Naiden die Regeneration des Vorder- und Hinterdarmes vom Ectoderm ausgeht. Und zum gleichen Ergebnis haben die von Michel (96 pag. 1015) an *Lumbricus* und *Nephthys* angestellten Regenerationsversuche geführt, wozu noch kommt, dass v. Wagner neuerdings (97 pag. 69) seine früheren Angaben dahin corrigirt hat, dass die Regenerationsstadien, auf die sich seine früheren Angaben bezogen, noch nicht dem definitiven Zustande entsprachen, indem weiterhin auch bei *Lumbriculus* die Bildung eines typischen Stomodäums eingeleitet wird.

Ich erblicke nun nicht etwa darin den Schwerpunkt des Sachverhaltes, dass sich die Beobachtung, welche den angeblich die Keimblättertheorie mit erschütternden Fall constituirte, als falsch erwies, sondern vielmehr darin, dass man überhaupt daran denken konnte, Keimblätterlehre und Regenerationsmodus in einen solchen Zusammenhang zu bringen. Einerlei, ob bei der Regeneration das Stomodäum rite vom Ectoderm eingestülpt oder aber durch eine Neubildung vom Mitteldarme aus substituirt wird — was hat das mit der Lehre von den Keimblättern zu thun?

Dieser Fall ist noch einfach, leicht controllirbar; aber nun die complicirteren erst! So die Regeneration der Linse vom Irisepithel aus. Gewiss eine höchst interessante Erscheinung, an sich der genauesten Untersuchung würdig. Aber, was hat man aus ihr gemacht? Sie ist geradezu das Paradepferd Derjenigen geworden,

die sich in der einseitigen Betonung des Heterodoxen gefallen, das Pferd, welches in eben so unveränderter Rüstung wie in gleich blindem Eifer bald gegen die Descendenztheorie, bald gegen die Lehre von der Zuchtwahl und natürlich auch gegen die Keimblätter geritten wird.

Der Versuch, die Lehre von den Keimblättern auf Grund von Erfahrungen der Regeneration zu beurtheilen, muss aber auch schon aus rein methodischen Gründen als verfehlt gelten. Denn die Lehre von den Keimblättern ist das Ergebnis einer auf breitester Basis ruhenden Generalisation. Die Regeneration dagegen ist für uns vorläufig noch ein ungelöstes Räthsel, ein der Forschung gestelltes Problem; das Wenige, was über sie bekannt ist, lässt noch keinerlei Generalisationen zu. Die Keimblätter aber, als das Bekannte, durch die Regeneration, als das Unbekannte, in Frage stellen wollen, heißt, das Pferd am Schwanze aufzäumen. Umgekehrt können wir hoffen, dass die Keimblätterlehre einst noch Licht in das Gebiet der Regeneration werfen wird.

In Anbetracht, dass ich ganz altmodisch einen Abschnitt dieser Arbeit der Frage nach der Abstammung der Anneliden gewidmet habe, läge es nahe, hier nun auch noch derjenigen modernen Species von Pessimismus und Verirrung zu gedenken, deren Vertreter speciell gegen die Descendenztheorie und die Darwin'sche Theorie bald heftig wie gegen ein arges Übel ankämpfen, bald mitleidig wie über eine kindische Spielerei lächeln. Weil sich aber diese pessimistische Verirrung nicht so kurz, wie es hier geschehen müsste, gebührend kennzeichnen und widerlegen lässt, so muss ich mir eine Erörterung derselben hier versagen, hoffe aber, das einmal bei anderer Gelegenheit nachholen zu können.

Litteraturliste.

Balfour, F. M., 80, A treatise on Comparative Embryology. London. Vol. 1.
—— 81, Idem. Vol. 2.

Beneden, P. J. van, 57, Histoire naturelle du genre *Capitella* de Blainville etc. in: Bull. Acad. Belg. (2) Tome 3.

Bergh, R. S., 84, Über die Metamorphose von *Nephelis*. in: Zeit. Wiss. Z. 41. Bd.

—— 85, Die Metamorphose von *Aulostoma gulo*. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 7. Bd.

—— 90, Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. 1. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von *Lumbricus*. in: Zeit. Wiss. Z. 50. Bd.

Bourne, A. G., 94, On certain points in the development and anatomy of some Earthworms. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 36.

Braem, F., 93, Zur Entwicklungsgeschichte von *Ophryotrocha puerilis*. in: Zeit. Wiss. Z. 57. Bd.

Bütschli, O., 76, Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung *Chaetonotus*. in: Zeit. Wiss. Z. 26. Bd.

Chun, C., 80, Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. in: Fauna Flora Golf. Neapel 1. Monogr.

—— 82, Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Würmern und Cölenteraten. in: Biol. Centralbl. 2. Bd.

Claparède, Ed., 61, Recherches anatomiques sur les Annélides, Turbellariés, Opalines et Grégarines observés dans les Hébrides. Genève et Paris.

Claparède, E., & E. Mecznikow, 69, Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte der Chätopoden. in: Zeit. Wiss. Z. 19. Bd.

Conklin, E. G., 92, The cleavage of the ovum in *Crepidula fornicata*. in: Z. Anzeiger 15. Jahrg.

—— 97, The Embryology of *Crepidula*. in: Journ. Morph. Boston. Vol. 13.

Crampton, H. E., 96, Experimental studies on Gasteropod development. in: Arch. Entwickelungsmech. 3. Bd.

Delage, Y., 86, Études histologiques sur les Planaires rhabdocoeles acoeles (*Convoluta Schultzii*). in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 4.

Drasche, R. v., 85, Beiträge zur Entwicklung der Polychäten. 2. Heft. Wien.

Driesch, H., 92, Entwicklungsmechanische Studien. in: Zeit. Wiss. Z. 55. Bd.

—— 94, Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig.

—— 95, Neuere Beiträge zur exacten Formenkunde in englischer Sprache. 1. Kritisches Referat. in: Arch. Entwickelungsmech. 1. Bd.

—— 96, Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. ibid. 4. Bd.

Eisig, H., 87, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. in: Fauna Flora Golf. Neapel 16. Monogr.

Erlanger, R. v., 92, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gasteropoden. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 10. Bd.

—— 93, Bemerkungen zur Embryologie der Gasteropoden. 1. Über die sogenannten Urnieren der Gastropoden. in: Biol. Centralbl. 13. Bd.

Goette, A., 82, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. 1. Heft.
—— 84. Idem. 2. Heft.

Goodrich, E. S., 97, On the relation of the Arthropod Head to the Annelid Prostomium. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 40.
Graff, L. v., 91, Die Organisation der Turbellaria acoela. Leipzig.
Haeckel, E., 77, Nachtrag zur Gasträatheorie. in: Jena Zeit. Naturw. 11. Bd.
—— 96, Systematische Phylogenie. 2. Theil. Invertebrata. Berlin.
Häcker, V., 94, Die spätere Entwicklung der *Polynoë*-Larve. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 8. Bd.
—— 96, Pelagische Polychätenlarven. in: Zeit. Wiss. Z. 62. Bd.
Hallez, P., 79, Contribution à l'histoire naturelle des Turbellariés. Lille.
—— 93, Quelques réflexions sur la classification embryologique des Métazoaires et sur la nécessité d'un nouvel embranchement des Coelentérés. in: Revue Biol. Nord France Tome 6.
Hatschek, B., 77, Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. in: Zeit. Wiss. Z. 29. Bd.
—— 78, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. in: Arb. Z. Inst. Wien. 1. Bd. (citirt nach Sep.-Abdr.).
—— 80, Über Entwicklungsgeschichte von *Echiurus* etc. ibid. 3. Bd. (citirt nach Sep.-Abdr.).
—— 80a, Über Entwicklungsgeschichte von *Teredo*. ibid. 3. Bd. (citirt nach Sep.-Abdr.).
—— 83, Über Entwicklung von *Sipunculus nudus*. ibid. 5. Bd. (citirt nach Sep.-Abdr.).
—— 85, Entwicklung der Trochophora von *Eupomatus uncinatus* Phil. ibid. 6. Bd. (citirt nach Sep.-Abdr.).
—— 88—91, Lehrbuch der Zoologie. 1. Lief. Jena.
Heider, K., 97, Über die Bedeutung der Furchung gepresster Eier. in: Arch. Entwickelungsmech. 5. Bd.
Hepke, P., 96, Zur Regeneration der Naiden. in: Z. Anzeiger 19. Bd.
Hertwig, O., 97, Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 2. Mechanik und Biologie. Jena.
Heymons, R., 93, Zur Entwicklungsgeschichte von *Umbrella mediterranea* Lam. in: Zeit. Wiss. Z. 56. Bd.
—— 95, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren etc. Jena.
—— 97, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L. in: Zeit. Wiss. Z. 62. Bd.
Kleinenberg, N., 81, Sull' origine del sistema nervoso centrale degli Anellidi. in: Mem. Accad. Lincei (3) Vol. 10.
—— 86, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. in: Zeit. Wiss. Z. 44. Bd.
Knipowitsch, N., 91, Zur Entwicklungsgeschichte von *Clione limacina*. in: Biol. Centralbl. 11. Bd.
Kofoid, C. A., 94, On some Laws of Cleavage in *Limax*. in: Proc. Amer. Acad. Boston Vol. 29.
Korschelt & Heider, 90—93, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere.
Kowalevski, A., 71, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. in: Mém. Acad. Pétersbourg (7) Tome 16.
—— 83, Embryogénie du *Chiton Polii* (Philippi). in: Ann. Mus. H. N. Marseille Tome 1 Mém. 5.

Lang, A., 81, Der Bau von *Gunda segmentata* und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 3. Bd.

—— 84, Die Polycladen des Golfes von Neapel. in: Fauna Flora Golf. Neapel 11. Monogr.

—— 88. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1. Abtheilung. Jena.

Lankester, E. Ray, 74, Observations on the development of the Pond-snail (*Lymnaeus stagnalis*) etc. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 14.

—— 77, Notes on Embryology and Classification. ibid. Vol. 17.

Lillie, R. F., 95, The embryology of the Unionidae etc. in: Journ. Morph. Boston Vol. 10.

Malaquin, A., 93, Recherches sur les Syllidiens etc. in: Mém. Soc. Sc. Lille.

Mazzarelli, G., 92, Intorno al preteso occhio anale delle larve degli Opistobranchi. in: Atti Accad. Lincei Rend. (5) Vol. 1 Sem. 2.

Mead, A. D., 94, Preliminary Account of the cell lineage of *Amphitrite* and other Annelids. in: Journ. Morph. Boston Vol. 9.

—— 95, Some Observations on Maturation and Fecundation in *Chaetopterus pergamentaceus* Cuv. ibid. Vol. 10.

—— 97, The early development of marine Annelids etc. ibid. Vol. 13.

Meisenheimer, J., 96, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus* L. 1. Theil. Furchung und Keimblätterbildung. in: Zeit. Wiss. Z. 62. Bd.

Metcalf, M., 93, Contributions to the embryology of *Chiton*. in: Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 5.

Metschnikoff, E., 82, Vergleichend-embryologische Studien. 3. Über die Gastrula einiger Metazoen. in: Zeit. Wiss. Z. 37. Bd.

Meyer, E., 90, Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. in: Biol. Centralbl. 10. Bd.

Michel, A., 96, Sur l'origine du bourgeon de régénération caudale chez les Annélides. in: Compt. Rend. Tome 123.

Milne Edwards, H., 45, Recherches zoologiques faites pendant un voyage sur les côtes de la Sicile. in: Ann. Sc. N. (3) Tome 3.

Patten, W., 86, The embryology of *Patella*. in: Arb. Z. Inst. Wien 6. Bd.

Rabl, C., 79, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. in: Morph. Jahrb. 5. Bd.

—— 89, Theorie des Mesoderms. 1. ibid. 15. Bd.

—— 92, Über die Metamerie des Wirbelthierkopfes. in: Verh. Anat. Ges. 6. Vers.

Racovitza, Em. G., 96, Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides polychètes. in: Arch. Z. Expér. (3) Tome 4.

Rievel, H., 96, Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. in: Zeit. Wiss. Z. 62. Bd.

Salensky, W., 82, Études sur le développement des Annélides. 1. *Psygmobranchus protensus*. in: Arch. Biol. Tome 3.

—— 82a, Idem. 2. *Nereis cultrifera* ibid.

—— 83, Idem. 4. *Aricia foetida*. ibid. Tome 4.

—— 83a, Zur Entwicklungsgeschichte der *Borlasia vivipara* Uljan. in: Biol. Centralbl. 2. Bd.

—— 84, Recherches sur le développement du *Monopora vivipara* (*Borlasia vivipara* Uljan.). in: Arch. Biol. Tome 5.

—— 86, Études sur le développement des Annélides. 2. Partie. Développement de *Branchiobdella*. ibid. Tome 6.

Salensky, W., 86a, Idem. 2. Partie. Conclusions et réflexions. ibid.
Samassa, P., 92, Zur Histologie der Ctenophoren. in: Arch. Mikr. Anat. 40. Bd.
—— 93, Über die Entstehung der Genitalzellen bei den Ctenophoren. in: Verh. Nat. Med. Ver. Heidelberg 5. Bd. (Sep.-Abdr.).
Schmidt, F., 94, Die Furchung und Keimblätterbildung der Stylommatophoren. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 7. Bd.
Selenka, E., 81, Zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien. Leipzig.
Semper, C., 76, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. 3. Strobilation und Segmentation. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 3. Bd.
Sommer, F., 80, Die Anatomie des Leberegels *Distomum hepaticum* L. in: Zeit. Wiss. Z. 34. Bd.
Spengel, J., 79, Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 1. Bd.
Stauffacher, H., 93, Eibildung und Furchung bei *Cyclas cornea* L. in: Jena. Zeit. Naturw. 28. Bd.
Tessin, G., 86, Über Eibildung und Entwicklung der Rotatorien. in: Zeit. Wiss. Z. 44. Bd.
Thiele, J., 91, Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Ein Beitrag zur Phylogenie der Thiere. in: Jena. Zeit. Naturw. 25. Bd.
Vejdovský, F., 88—92, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag.
Wagner, F. v., 93, Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. in: Biol. Centralbl. 13. Bd.
—— 97, Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei *Lumbriculus*. in: Z. Anzeiger 20. Bd.
Weigert, C., 95, Beiträge zur Kenntnis der normalen menschlichen Neuroglia. in: Abh. Senckenb. Ges. Frankfurt 19. Bd.
Whitman, C. O., 78, The Embryology of *Clepsine*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 18.
—— 87, A Contribution to the history of the germ-layers in *Clepsine*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 1.
Wierzejski, A., 97, Über die Entwicklung des Mesoderms bei *Physa fontinalis* L. in: Biol. Centralbl. 17. Bd.
Wilson, E. B., 83, Observations on the early developmental stages of some Polychaetous Annelids. in: Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 2.
—— 89, The Embryology of the Earthworm. in: Journ. Morph. Boston Vol. 3.
—— 92, The Cell-Lineage of *Nereis*, a contribution to the cytogeny of the Annelid Body. ibid. Vol. 6.
—— 96, The Cell in development and inheritance. in: Columbia Univ. Biol. Series Vol. 4.
Wistinghausen, C. v., 91, Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis Dumerilii*. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Polychäten. 1. Theil. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 10. Bd.
Zelinka, C., 91, Studien über Räderthiere. 3. Zur Entwicklungsgeschichte der Räderthiere etc. in: Zeit. Wiss. Z. 53. Bd.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Zeichnungen wurden theils nach lebenden Eiern (Bezeichnung »Frisch«), theils nach conservirten und gleich Schnitten durchsichtig gemachten Eiern (Bezeichnung »Präp.«) mit der Abbe'schen Camera genau nach den Originalen wiedergegeben.

Die Vergrößerungen wurden für die verschiedenen Linsen und Oculare entsprechend der Höhe der Zeichenfläche berechnet.

Die linearen Dimensionen der Eier bieten aus dem Grunde schon bedeutende Schwankungen dar, weil die Eier sich bald in einem mehr kugligen, bald in einem mehr abgeplatteten Zustande befinden.

Bei der Ansicht vom Rücken wurden die tief gelegenen Grenzlinien der Makromeren sowie die ihrer Kerne durch Ringel, die Grenzlinien aller anderen tief gelegenen Zellen und Kerne hingegen durch Punkte angedeutet.

Die Trochе wurden auch bei Oberflächenansicht der Larven stets im Profil dargestellt.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

A Augen.
A—D Makromeren.
Ar After.
B Bauchstrang.
B.F Bauchstrang-Fasern.
B.G Bauchstrang-Ganglien.
Bl Blastocöl.
Bn Bauchplatten.
B.P Blastoporus.
C Cuticula.
Cm Cölom.
C.M Cölomesoblast (*C.M.l* = linker, *C.M.r* = rechter).
C.M.Z Cölomesoblast-Zellen.
C.T Cöloteloblast (*C.T.l* = linker, *C.T.r* = rechter).
*D*4 (= *M*) 2. Somatoblast.
De Dissepimente.
D.H Darmhöhle.
Dr Drüsen.
E Ectoderm.
E.B.K Entoblasten-Kerne.
E.H Eihaut.
E.M.K Entoderm-Mutterkerne.
E.M.Z Entoderm-Mutterzellen.
E.K Entoderm-Kerne.
E.Z Entoderm-Zellen.
G Gehirn.
L.M larvale Muskeln.
M (= *D*4) 2. Somatoblast.
M.cp Cerebro-parietal-Muskeln.
Md Mund
M.D Mitteldarm.
M.l Längsmuskulatur.
M.r Ringmuskulatur.
M.t transversale Muskulatur.
n Nephroblasten.
N.D Nebendarm.
N.G Neuroglia.
Nn.p provisorische Nephridien.
N.T Neuroteloblast (Bauchstrang-Teloblast).
N.Tr. Neurotrochoid.
Nv Nerv.
Oe Oesophagus.
Oe.B Oesophagoblasten (Derivate von *a*2—*c*2).
P Polkörper.
Pa Paratroch.
Pa.M Paratroch-Muskel.
Pd Parapodien.
Pd.M Parapod-Muskeln.
Pn Proctodäum.
P.M Pädomesoblast.
P.M.Z Pädomesoblast-Zellen.
Pr Prototroch.
Pr.G Prototroch-Ganglien.
Pr.M Prototroch-Muskel.

Pr.N Prototroch-Nerv.
P.T Pädoteloblasten (*P.T.l* = linker, *P.T.r* = rechter).
Ptm Peritoneum.
R.R. Rüssel-Retractoren.
Sn Somite.
Som Somatopleura.
Spl Splanchnopleura.
S.R Schlundring.
St Segment.
Sta Stoma.
Sta.B Stomatoblasten.
S.Z Sprossungszone.
U.D Urdarm.
U.D.H Urdarm-Höhle.
U.G unteres Schlundganglion (Subösophagealganglion).
W.O Wimperorgane (Riechorgane).
W.O.R Wimperorgan-Retractor.
W.O.N Wimperorgan-Nerv.
X (= *d* 2) 1. Somatoblast.

Tafel 1, Fig. 1—18, erster Tag.

Fig. 1. Ei im optischen Schnitte, wenige Stunden nach der Ablage. Der 1. Polkörper ist in Bildung begriffen. Um das Keimbläschen hat sich das sich von den Deutoplasmakügelchen scharf abhebende Protoplasma angesammelt. Eine Zone davon bedeckt auch den oberen Pol. Präp. $^{320}/_{1}$.

Fig. 2. Ei von oben in nahezu vollendeter Zweitheilung. Bei oberflächlicher Einstellung waren nur die 2 Polkörper zu sehen; die 2 Furchungskerne sowie die noch nicht zur Trennung gelangte Plasmamasse wurden bei tieferer Einstellung gezeichnet. Die hintere Zelle (*C—D*) sowie die hintere Plasmamasse übertreffen die vordere Zelle (*A—B*) und Plasmamasse bedeutend an Größe. Präp. $^{320}/_{1}$.

Fig. 3 Zweigetheiltes Ei im $^{1}/_{2}$ Profil und im optischen Schnitte gesehen. Die Kerne in Vorbereitung zur Viertheilung. Die Polkörper bei hoher Einstellung gezeichnet. Präp. $^{320}/_{1}$.

Fig. 4. Viergetheiltes Ei von oben. Die Makromere *D* überragt die anderen bedeutend an Größe. Alle Kerne sind zur Bildung der 1. Mikromerengeneration in activem Zustande. Präp. $^{320}/_{1}$.

Fig. 5. Ein in der 8-Theilung begriffenes Ei von oben. In rechter Spirale (dexiotrop) haben sich die (bei tiefer Einstellung so ◌ angedeuteten) Makromerenkerne zur Bildung der Kerne der 1. Mikromerengeneration *a* 1—*d* 1 zweigetheilt. Die Zellgrenzen der letzteren noch nicht erkennbar. Präp. $^{320}/_{1}$.

Fig. 6. Ei im 8-Zellenstadium von oben. Die dexiotrop entstandenen Mikromeren *a* 1—*d* 1 erscheinen demgemäß den 4 Makromeren gegenüber gedreht. Frisch. $^{320}/_{1}$.

Fig. 7. Ei im 8—16-Zellenstadium von unten. Bildung des durch seine Größe ausgezeichneten 1. Somatoblasten = *X*. Die Zelle entspricht einer solchen der (erst später zur Entstehung gelangenden) 2. Mikromerengeneration, nämlich *d*2. *D* ist annähernd auf die Größe der übrigen Makromeren reducirt. Frisch. $^{320}/_{1}$.

Fig. 8. Weiter entwickeltes Ei dieses Stadiums von oben. Die Mikromeren der 1. Generation *a* 1—*d* 1 haben sich dexiotrop in *a* 11—*d* 11 (Trochoblasten Wilson's) getheilt. Von den Mikromeren der 2. Generation ist (abgesehen von *d* 2=*X*) *b* 2 in Bildung begriffen. Frisch. $^{320}/_{1}$.

Fig. 9. Ein Ei desselben Stadiums wie Fig. 8 von unten. Man beachte, wie hier (gegenüber Fig. 7) der durch punktirte Linien bei tiefer Einstellung

im Umrisse angedeutete 1. Somatoblast, X, größtentheils von C und D bedeckt wird. Frisch. $^{320}/_{1}$.

Fig. 10. Ei ähnlichen Stadiums von oben. Während Fig. 8 ein Ei repräsentirt, wo alle Trochoblasten ($a11$—$d11$), aber von den Mikromeren der 2. Generation ($a2$—$d2$) nur $b2$ und $d2 = X$ entstanden waren, sind hier alle Mikromeren 2. Generation in links gerichteter Spirale (leiotrop), von den Trochoblasten dagegen nur $c11$ und $d11$ vorhanden. Frisch. $^{320}/_{1}$.

Fig. 11. Ei im 16-Zellenstadium von oben. Es besteht nach dem Theilungsschema aus den 4 Makromeren A—D, aus den 4 Mikromeren 1. Generation $a1$—$d1$, aus denen 2. Generation $a2$—$d2$ und den 4 Trochoblasten $a11$—$d11$, von denen allerdings $a11$ und $b11$ nur durch die Spindeln (von $a1$ und $b1$) repräsentirt sind. Präp. $^{320}/_{1}$.

Fig. 12. Ei desselben Stadiums wie das vorhergehende, von links gesehen. Die Kerne der Makromeren liegen ganz im Bereiche des oberen Poles. Präp. $^{320}/_{1}$.

Fig. 13. Ei ähnlichen Stadiums von oben. Es unterscheidet sich von dem der Fig. 11 hauptsächlich dadurch, dass in X die Spindel zur Bildung von $x1$ aufgetreten ist. Die Zellgrenzen der Mikromeren waren in diesem Präparate sehr wenig ausgeprägt. Man beachte, wie X, das sich durch sein Plasma von allen anderen Zellen abhebt, tief unter die hinteren Mikromeren reicht. Die betreffende Grenze ist durch eine punktirte Linie angedeutet, die Grenzen der Makromeren dagegen durch Ringel. Präp. $^{320}/_{1}$.

Fig. 14. Median-verticaler Längsschnitt durch die rechte Seite eines Eies vom selben Stadium wie das vorhergehende. Hier erscheint die tief unter die Mikromeren sich erstreckende Lage des in Theilung begriffenen X noch deutlicher. $^{360}/_{1}$.

Fig. 15. Querschnitt durch ein ähnliches Ei auf der Höhe der Mikromeren $c2$—$d11$ (vergl. Fig. 13). Der vordere Theil des Somatoblasten X ist von den Mikromeren und Makromeren ganz eingeschlossen. $^{360}/_{1}$.

Fig. 16. Der 4. Querschnitt weiter hinten durch dasselbe Ei trifft einen großen Theil der nahezu vertical gerichteten Spindel von X. $^{360}/_{1}$.

Fig. 17 u. 18. Ähnliche Stadien wie Fig. 13 von oben und von unten. Die Theilung des Somatoblasten, X, in x—$x1$ hat sich vollzogen, so dass das Ei nun aus 17 Zellen besteht. Frisch. $^{360}/_{1}$.

Tafel 2, Fig. 19—34, erster Tag, Fortsetzung.

Fig. 19. Ei im Übergang vom 16- zum 26-Zellenstadium von oben. Es sind 22 Zellen vorhanden, nämlich außer denen der Fig. 17 und 18 haben sich dexiotrop die Mikromeren 3. Generation $a3$—$d3$ gebildet; ferner bereiten sich die Mikromeren der 1. Generation ($a1$—$d1$) zur 2. Theilung in $a12$—$d12$ (intermediäre Zellen) vor, und von diesen hat sich $d12$ bereits abgeschnürt. x, welches größer als $x1$ geworden ist und weit unter die hinteren Mikromeren hineinragt, bereitet sich durch eine horizontale Spindel zur Theilung in x—$x2$ vor. Die beiden degenerirten Polkörper P sind eben so wie die Grenzlinien der 4 Mikromeren bei tiefer Einstellung eingezeichnet. Präp. $^{360}/_{1}$.

Fig. 20. Ein Ei desselben Stadiums von unten. Auch hier tritt das in Theilung begriffene und größtentheils von D bedeckte x durch seine Größe hervor. Präp. $^{360}/_{1}$.

Fig. 21. Verticaler Längsschnitt durch ein Ei desselben Stadiums in der Richtung der Pfeile von Fig. 19. Von $a1$ und von x sind die Kernspindeln quer getroffen. Man beachte die tiefe Lage des Polkörpers P, sowie die eingeschlossene Lage von x. $^{360}/_{1}$.

Fig. 22. Ei im 26-Zellenstadium von oben. Die intermediären Zellen $a12$—$d12$ haben sich alle abgeschnürt. Auch die 2. Theilung von x in das links und ventral gelegene $x2$ ist vollendet. Abgesehen von den apicalen Mikromeren 1. Generation $a1$—$d1$ und den Makromeren A—D besteht das Ei aus 2 concentrischen Zellengürteln: dem inneren aus $a11$—$d11$ und $a12$—$d12$, und dem äußeren aus den Mikromeren 2. und 3. Generation ($a2$—$d2$ und $a3$—$d3$). An Stelle von $d2$, dem 1. Somatoblasten, figuriren die 3 Zellen x, $x1$ und $x2$. Frisch. $^{320}/_{1}$.

Fig. 23. Ei aus 28 Zellen bestehend. Die Vermehrung um 2 Zellen beruht darauf, dass sich $x1$ in $x11$—$x12$ und x in x—$x3$ getheilt haben, so dass die Generation des 1. Somatoblasten jetzt nach 4maliger Theilung aus 5 Zellen besteht. Während $x1$ und $x2$ rechts und links von x liegen, nimmt $x3$ eine nahezu verticale Lage zu ihm ein. Von den 4 Makromeren bereitet sich D (durch Kernspindel) zur Theilung in D und $D4$, den 2. Somatoblasten (M) vor. Vom inneren Mikromerenring ist allein $b11$ in Theilung begriffen. Präp. $^{320}/_{1}$.

Fig. 24. Ei einer anderen Zuchtserie im selben Stadium wie das vorhergehende. Hier hat $x3$ den inneren Mikromerenring unterbrochen, da es zwischen $d12$ und $c11$ hineingedrängt wurde. Präp. $^{320}/_{1}$.

Fig. 24a. Dasselbe Ei vom unteren Pole. Der hintere Blastoporusrand wird ausschließlich von den Derivaten des 1. Somatoblasten, X, eingenommen. Sämmtliche Kerne der 4 Makromeren sind activ; aber nur der von D weist eine Spindel auf.

Fig. 25. Ei vom selben Stadium ebenfalls vom unteren Pole. Die Theilung von D zur Bildung des 2. Somatoblasten $D4 = M$ ist im Gange. Präp. $^{320}/_{1}$.

Fig. 26. Ei vom selben Stadium von der linken Seite. Auch hier ist D zur Bildung des 2. Somatoblasten in Theilung. Da die entsprechende Makromere von den X-Derivaten etc. bedeckt ist, so konnte D—M nur bei tiefer Einstellung durch Ringel angedeutet werden. Eben so die Zellgrenzen und Kerne der anderen Makromeren sowie der angrenzenden Mikromeren etc. rechter Seite. Wie in Fig. 23 unterbricht x den inneren Zellenring bei $d12$—$c11$ nicht. Präp. $^{320}/_{1}$.

Fig. 27. Ei desselben Stadiums vom unteren Pole gesehen. Die Bildung des 2. Somatoblasten $D4 = M$ ist nahezu vollendet, so dass das Ei nun aus 29 Zellen besteht. M liegt ganz ventral, aber nach links verschoben unter den Derivaten von x. Frisch. $^{320}/_{1}$.

Fig. 28 u. 29a. Eier im 33-Zellenstadium von oben und von unten. Getheilt sind die 3 Makromeren A, B, C leiotrop zur Bildung von $A4$, $B4$ und $C4$, gleichzeitig der 2. Somatoblast $D4 = M$ in $m1$ und $m2$, so dass 4 neue Zellen da sind. Frisch. $^{320}/_{1}$.

(N.B. In Fig. 28 ist $a1$ irrthümlich als $a12$ bezeichnet.)

Fig. 29. Ei mit 49 Zellen (Rosettenstadium) von oben. Zu den 33 Zellen des vorhergehenden Stadiums sind folgende hinzugekommen: 1) Zum 3. Mal,

dexiotrop, aber in nach innen gerichteter Spirale, theilen sich die Mikromeren $a1$—$d1$ in $a13$—$d13$, um als Rosette den oberen Pol einzunehmen (+ 4 Zellen). 2) Von den Trochoblasten $a11$—$d11$ haben sich $a11$ und $b11$ zweimal, $c11$ und $d11$ einmal getheilt, so dass der Prototrochring aus 12 Zellen besteht (+ 8 Zellen). 3) Von den intermediären Zellen $a12$—$d12$, die während dieses Processes nach innen gedrängt wurden, haben sich $a12$ und $d12$ getheilt (+ 2 Zellen). 4) Endlich sprossten aus $m1$ und $m2$ die Pädoteloblasten $m12$ und $m22$, die bei tiefer Einstellung gezeichnet sind (+ 2 Zellen). Das auffallend große x bereitet sich zur 5. Theilung vor; eben so von den Mikromeren 2. Generation $b2$. Präp. $^{415}/_{1}$.

Fig. 30. Hintere Hälfte eines Eies desselben Stadiums von unten, zeigt die kleinen, blattförmigen, theilweise von den Makromeren *C* und *D* überragten Pädomesoblasten $m12$ und $m22$. $m12$ wird theilweise auch von $m11$ bedeckt. Man beachte die Lage von $c3$ und $d3$, aus denen die Cölomesoblasten $c31$ und $d31$ hervorgehen. Präp. $^{560}/_{1}$.

Fig. 31. Ähnliches Ei von unten. Im Gegensatze zu Fig. 30 liegen hier die Pädomesoblasten frei und bedecken überdies theilweise die Makromeren *C* und *D*. $d3$, dessen Plasma jetzt ganz hell und homogen ist, bereitet sich zur Theilung (Spindel) in $d31$—$d32$ vor, von denen ersteres zur Polzelle des Cölomesoblastes wird. Präp. $^{415}/_{1}$.

Fig. 32. Ei aus 54 Zellen von oben. Die Rosette ist sehr typisch ausgebildet. Außer $d1$ (seine Kernspindel siehe in Fig. 29) ist auch $c1$ in Theilung; diese ist wie bei *Nereis* die 1. symmetrische Theilung (Einleitung zur Bildung des Kreuzes). Die Zunahme von 5 Zellen gegenüber Fig. 29 beruht darauf, dass sich 1) von den Trochoblasten $c111$, $d111$ und $d112$ (letztere nahezu senkrecht auf den Ring) getheilt haben, so dass dieser Ring aus 15 Zellen besteht (+ 3 Zellen), dass sich 2) von den intermediären Zellen $c12$ und $b12$ getheilt haben, wogegen $a12$ erst die Spindel gebildet hat (+ 1 Zelle), und dass 3) die 5. Theilung von x (in x—x) nahezu vollendet ist (+ 1 Zelle). Auch $m21$ ist in Theilung. Präp. $^{320}/_{1}$.

Fig. 33. Ähnliches Ei von oben. Die Theilung von $c1$ und $d1$ (der hinteren Polzellen des Kreuzes, vergl. Fig. 35) in $c14$ und $d14$ hat sich vollzogen, so dass 56 Zellen vorhanden sind. Statt $b12$, wie in Fig. 32, hat sich hier $a12$ getheilt. Man beachte noch die äquatoriale Richtung der Theilungen des Prototrochringes, von dessen Zellen auch hier nur $c112$ noch ungetheilt ist, so dass der Ring aus 15 Zellen besteht. Präp. $^{320}/_{1}$.

Fig. 34. Ähnliches 56-Zellenstadium von unten. Gegenüber Fig. 31 ist die Theilung von $m11$ erfolgt, welche in der Regel der von $m21$ (vergl. Fig. 32) vorausgeht. $m22$ ist hier entweder übersehen worden oder aber abnormer Weise in seiner Ausbildung verspätet. Ferner haben sich $c3$ und $d3$ getheilt, und die Producte dieser Theilung, $c31$ und $d31$, werden weiterhin als Cöloteloblasten eingeschlossen. Frisch. $^{320}/_{1}$.

Taf. 3, Fig. 35—52, zweiter Tag.

Fig. 35. Ei mit 66 Zellen (Stadium des Kreuzes) von oben, jedoch etwas nach hinten gedreht. Die 4 von der Rosette ausgehenden Arme des Kreuzes werden gebildet von $a1$—$a13$, $b1$—$b13$, $c1$—$c13$ und $d1$—$d13$. Nahezu

alle Kerne der Zellen des Kreuzes sind activ. Die Zunahme um 10 Zellen gegenüber Fig. 33 beruht auf der Theilung 1) der vorderen Polzellen des Kreuzes, nämlich von $a1$ und $b1$ zur Bildung von $a14$ und $b14$ (+ 2 Zellen), 2) der Mikromeren 2. Generation, $a2$—$c2$ (+ 3 Zellen), 3) der hinteren Mikromeren 3. Generation, $c3$ und $d3$ (+ 2 Zellen), 4) von $x3$ in $x31$ und $x32$ (+ 1 Zelle) und 5) der zweimaligen Theilung der intermediären Zelle $b12$ (+ 2 Zellen). Von den ventralen Zellen sind bei tiefer Einstellung die Kerne der Makromeren und der M-Generation (ausgenommen $m12$ und $m22$, die nicht zu erkennen waren) eingezeichnet. Weder $m11$ noch $m21$ war hier (Fig. 34 gegenüber) weiter getheilt. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 36. Ei im 74-Zellenstadium von oben. Die hinteren Polzellen des Kreuzes haben sich zur Bildung von $c15$ und $d15$ wiederum getheilt (+ 2 Zellen gegenüber Fig. 35). Ferner bereiten sich $c14$ und $d14$ zur Theilung vor. Der Prototrochring besteht nur aus 14 Zellen, indem $b111$ erst die Spindel ausgebildet hat (— 1 Zelle). Von den Mikromeren 2. Generation sind $b2$ und $c2$ noch ungetheilt (— 2 Zellen). Von den intermediären Gürtelzellen haben sich $a12$, $b12$ und $c12$ erst einmal getheilt (— 1 Zelle), wogegen $d12$ bereits in 5 Zellen zerfallen ist (+ 3 Zellen), die zum Theil $x31$ und $x32$ bedecken. Ferner hat sich $x2$ getheilt (+ 1 Zelle), eben so $m11$, $m21$ und $m12$, so dass die M-Generation nun aus 7 Zellen besteht (+ 3 Zellen). Die Makromeren A, B, D endlich haben sich dexiotrop in $A5$, $B5$ und $D5$ getheilt (+ 3 Zellen), so dass sich nur noch C zu theilen braucht, damit alle 11 Entoblasten vorhanden sind. Die kleinen Kerne mit ? neben $d1111$ und $c1111$, in der Tiefe, gehören wahrscheinlich zur X-Generation. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 37 u. 37a. Ei vom selben Präparate wie das vorhergehende, ebenfalls mit 74 Zellen, von oben. Fig. 37 wurde bei hoher Einstellung ohne die Generation der M, der $c3$, $d3$ und Entoblasten gezeichnet, Fig. 37a dagegen bei tiefer Einstellung, so dass nur die genannten Zellen zur Ansicht kamen. Obwohl das Ei eben so viele Zellen hat wie das in Fig. 36, so sind es doch nicht dieselben Zellen, weil die Theilungen nicht genau gleich erfolgt sind. Es ist nämlich hier $a15$ gebildet (+ 1 Zelle), ferner sind $b2$ und $c2$ sowie $a3$ und $b3$ getheilt (+ 4 Zellen). Dagegen ist $d12$ erst in 3 Zellen zerfallen (— 2 Zellen), ferner ist $x3$ erst im Stadium der Spindel (— 1 Zelle), und endlich sind $A5$ und $B5$ noch nicht gebildet (— 2 Zellen). Die beiden Polkörper sind vom oberen Pole (der Rosette) weg in die Tiefe gerückt. Der eine liegt unter $b121$, der andere unter $d1221$. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 38. Ähnliches Stadium vom unteren Pole. Die 5. und letzte Theilung der Makromeren hat dexiotrop, ähnlich wie bei Fig. 36, $A5$—$D5$ geliefert, so dass die definitive Zahl der Entoblasten vorhanden ist. Die Derivate von M nehmen mit $d3$ und $c3$ das hintere Viertel der ventralen Eifläche ein und verhalten sich ähnlich wie in den vorhergehenden Figuren. Frisch. $^{370}/_{1}$.

Fig. 39 u. 39a. Etwas älteres Ei mit 80 Zellen von oben. Fig. 39 bei hoher Einstellung ohne m, $c3$, $d3$ und Entoblasten; Fig. 39a bei tiefer Einstellung zeigt nur m, $c3$, $d3$ und die Entoblasten. Im Vergleiche zu Fig. 37 ist hier vom Prototrochring $b111$ getheilt (+ 1 Zelle), dagegen $a3$ und $b3$ noch nicht (— 2 Zellen). $c14$ und $d14$ haben sich getheilt,

so dass das Kreuz immer undeutlicher wird (+ 2 Zellen). *d*15 hat sich nahezu rechtwinklig zur Eifläche getheilt, so dass *d*52 (als Nephroblast = *n* WILSON) in die Tiefe zu liegen kommt (+ 1 Zelle). *d*1 hat bereits die Spindel für *d*16 gebildet. *d*12 ist (ähnlich wie bei Fig. 36) bereits in 5 Zellen getheilt (+ 2 Zellen). Auch *x*3 ist getheilt und von den Derivaten der *d*12 sowie von *c*142 theilweise bedeckt (+ 1 Zelle). Endlich ist *c*5 vollständig abgeschnürt (+ 1 Zelle). Präp. $^{370}/_{1}$. (N.B. Die Rosettenzelle *c*13 ist irrthümlich als *c*15 bezeichnet.)

Fig. 40. Ei vom selben Stadium von links. Epibolie zu $^{3}/_{4}$ vorgeschritten. *d*15 ist erst im Spindelstadium, dagegen ist *d*16 bereits in Bildung begriffen. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 41. Ei vom selben Stadium von unten. Es zeigt den seltenen Fall, dass die sämmtlichen Spindeln für die letzte Theilung der Makromeren *A*—*D* gleichzeitig aufgetreten sind. Ferner sind als Ausnahme *m*21 und m12 in Theilung. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 42. Etwas weiter entwickeltes Ei von unten. In *m*22 befinden sich zwei Kerne, ohne dass sich die Zelle selbst getheilt hat. Frisch. $^{370}/_{1}$.

Fig. 42a. Dasselbe Ei eine Stunde später. Die Theilung von *m*22 ist erfolgt, und dabei wurde *m*121 durch *m*221 aus seiner Lage verdrängt. Frisch. $^{370}/_{1}$.

Fig. 43. Etwas weiter entwickeltes Ei von unten. Es haben sich genau nach dem Schema (in 8. und 9. Theilung) *m*111 und *m*211 getheilt, so dass die *M*-Generation jetzt aus 10 Zellen besteht; verfrüht ist nur die Spindel von *m*222. Man beachte die Umgebung der Cöloteloblasten *c*31 und *d*31, welche demnächst einsinken und umwachsen werden. Da mir die Zellenmosaik des oberen Poles nur bis zum Stadium der Fig. 39—40 aufzulösen gelungen ist, so konnte ich die *X*-Derivate von da ab nicht mehr näher bestimmen und bezeichne sie von jetzt ab alle mit *x*. Obwohl die Brechungslinie, um die sich die ursprünglichen 4 Makromeren *A*—*D* gruppiren, noch vorhanden ist, so lässt sich doch schon eine reihenförmige Anordnung der 11 Entoblastenkerne wahrnehmen. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 44. Etwas weiter entwickeltes Ei von unten. Es haben sich von der *M*-Generation weiter getheilt *m*121 und *m*112. Die Cöloteloblasten sinken langsam ein und werden überwachsen; die bedeckten Theile sind roth gehalten. Zu ihrer Identificirung mit *c*31 und *d*31 der vorhergehenden Figur beachte man auch hier die angrenzenden Zellen. Die Entoblasten, von denen hier aber *A*5 noch nicht gebildet ist, sind seitlich zusammengedrängt, so dass die Brechungslinie verwischt ist; ihre Kerne sind gegen die ventrale Fläche zu gerückt. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 45. Etwas weiter entwickeltes Ei von unten. Der linke Cöloteloblast *C.T.l* vollkommen eingeschlossen, der rechte, *C.T.r*, erst an seiner Peripherie von den angrenzenden Zellen bedeckt, in der Mitte dagegen noch frei. Die Pädoteloblasten sowie die übrigen *M*-Derivate haben sich weiter getheilt. Der vordere und seitliche Rand des Blastoporus wird von den Derivaten der 2. Mikromerengeneration, den Oesophagoblasten, eingenommen. Die 11 Entoblasten sind noch dichter zusammen und ihre Kerne noch näher an die Bauchfläche gerückt. Die Brechungslinie ist dadurch, dass *A* und *C* zwischen *B* und *D* gedrängt wurden, ganz verschwunden. Die Kerne der Entoblasten sind auffallend maulbeerförmig (Vorbereitung zur einzigen amitotischen Theilung?). Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 46. Etwas weiteres Stadium von unten. Beide Cölotelobla sten sind total eingeschlossen und in Theilung. Ihre Spindeln stehen bilateral symmetrisch, ungefähr 45° zur Längsachse des Eies geneigt. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 47. Querschnitt durch ein Ei ähnlichen Stadiums, geht durch den rechten total eingeschlossenen Cölotelobla sten (*c* 31 = *C.T.r*) mit hellem, homogenem Plasma. $^{415}/_{1}$.

Fig. 48. Stück eines Eies ähnlichen Stadiums wie Fig. 46 von unten, und zwar die Region des linken, total eingeschlossenen Cölotelobla sten (*d* 31 = *C.T.l*). Außer diesem sind hier die 3 überaus kleinen Derivate des linken Pädomesobla sten (*m* 12 *P.m.l*) eingeschlossen. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 49. Ähnliches Stück eines etwas weiter entwickelten Stadiums von unten. Der linke Cölotelobla st in Theilung. 3 Derivate des linken Pädotelobla sten sind total eingeschlossen, 2 davor hart am Blastoporusrand neben dem Cölotelobla st im Versinken. Die Umrisse letzterer sind punktirt, obwohl sie größtentheils frei liegen. Die Kerne der Entobla sten haben sich (wahrscheinlich amitotisch) bedeutend vermehrt. Präp. $^{575}/_{1}$.

Fig. 50. Ei vom selben Stadium wie das vorhergehende, von rechts im optischen Schnitte. Einstellung auf den nahe am Blastoporusrand gelegenen rechten Cölotelobla sten. Zwei ähnlich, aber tiefer (mehr median) gelegene Derivate des rechten Pädotelobla sten, bei tieferer Einstellung (punktirt) gezeichnet. Drei aus ihnen hervorgegangene Pädomesobla stzellen mit sehr kleinen Kernen und hellem, homogenem Plasma liegen bereits im Dotter zerstreut. Die amitotisch entstandenen Entodermkerne liegen ganz oberflächlich im Bereiche des seinem Schlusse nahen Blastoporus. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 51 und Fig. 51a. Zwei verticale Längsschnitte durch die linke Seite eines Eies vom selben Stadium wie die vorhergehenden. Fig. 51 hat den in Theilung begriffenen linken Cölotelobla sten nahezu voll getroffen. In dem mehr median geführten Schnitte Fig. 51a, der nur noch ein kleines Stück des Cölotelobla sten getroffen hat, liegen darunter und davor 4 Derivate des linken Pädotelobla sten; 2 davon eingeschlossen und 2 noch theilweise frei. Fig. 51 weist auch schon zwei Pädomesobla stzellen im Dotter auf. $^{370}/_{1}$.

Fig. 52. Stück aus einem verticalen Längsschnitte derselben Serie, von der auch Fig. 51, zur Demonstration eines Entobla stenkernes, der in Entodermkerne zerfallen zu sein scheint; die Figur zeigt nur einen Theil der Zerfallproducte. Präp. $^{370}/_{1}$.

Tafel 4, Fig. 53—57, dritter, und Fig. 58—64, vierter Tag.

Fig. 53. Ei am Anfang des 3. Tages von unten. Die Epibolie ist nahezu vollendet. Den Rand des Blastoporus bilden, so wie in früheren Stadien, die Derivate von *a* 2—*c* 2, die 12 kranzförmig angeordneten Oesophagobla sten, von denen 2 (durch ◯ bezeichnete) bereits zur Bildung der Oesophagusanlage in die Tiefe gerückt sind. Nur ein Theil des übrigen Zellenepithels wurde in der Zeichnung wiedergegeben. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 53a. Dasselbe Ei im optischen Schnitte. Die im vorhergehenden Stadium im Bereiche der (ventralen) Eifläche gelegenen Entodermmutterkerne

E.M.K sind zum größten Theile in die Tiefe gerückt, und um sie herum haben sich im Dotter scharfe Zellgrenzen, nämlich die der Entodermmutterzellen, *E.M.Z* gebildet. Einzelne dieser befinden sich in Theilung (Spindeln) zur Bildung der definitiven Entodermkerne *E.K*. Der inmitten dieser Zellen entstehende Hohlraum ist die Urdarmhöhle. Die im vorigen Stadium eingeleitete Theilung der beiden Cölotoblasten ist erfolgt, und zwar jederseits in eine größere hintere und in eine kleinere vordere Zelle. Die der rechten Seite sind hart an das Ectoderm gerückt. Neben und über diesen zweizelligen Cölomesoblasten liegt jederseits eine Gruppe von Derivaten der Pädoteloblasten, welche die Umwandlung in Pädomesoblastzellen noch nicht erfahren haben. Von letzteren, im Dotter zerstreut liegenden kamen im optischen Schnitte nur 2 zur Wahrnehmung (*P.M.Z*). Das Zellenepithel des Ectoderms wurde in der Zeichnung nicht ausgeführt.

Fig. 54. Ein etwas weiter entwickeltes Ei aus derselben Zuchtserie wie das vorhergehende, von unten. Die Epibolie ist vollendet, der Blastoporus auf einen feinen Spalt reducirt. Von den Oesophagoblasten liegen nur noch wenige frei, die meisten sind bereits in die Tiefe gerückt; Ein solcher im Versinken begriffener durch ◌ angedeutet. Nur die dem Blastoporus zunächst liegende Partie des Ectoderms wurde abgebildet. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 54a. Die Blastoporusregion desselben Eies bei tieferer Einstellung, um die in der vorhergehenden Figur vom Ectoderm bedeckten, in die Tiefe gesunkenen Oesophagoblasten zu demonstriren. Der in den Urdarm führende Blastoporusspalt erscheint etwas weiter als an der Eifläche.

Fig. 54b. Die Blastoporusregion desselben Eies bei noch tieferer Einstellung, so dass ein Theil des unter der Oesophagusanlage befindlichen Urdarmes zur Ansicht gelangt. Die mit dem Blastoporusspalt in continuirlichem Zusammenhang stehende Urdarmhöhle wird theils von Entodermmutterzellen, theils von (kleineren) Entodermzellen begrenzt.

Fig. 55. Querschnitt durch ein etwas älteres Ei, wo die Blastoporusnaht schon verlöthet war. Der Schnitt hat 3 noch oberflächlich gelegene, sowie einen bereits eingeschlossenen Oesophagoblasten getroffen. Die ziemlich geräumige Urdarmhöhle wird von 3 durch die dunkle Färbung ihrer Kerne ausgezeichneten Entodermzellen begrenzt. Außerdem sind 3 Pädomesoblastzellen vorhanden. $^{415}/_{1}$.

Fig. 55a. Etwas weiter rückwärts geführter Schnitt derselben Serie. 2 oberflächlich gelegene und 1 eingeschlossener Oesophagoblast und 4 Entodermzellen wurden getroffen. $^{415}/_{1}$.

Fig. 55b. Noch weiter rückwärts geführter Schnitt derselben Serie. Von den getroffenen Oesophagoblasten sind 3 eingeschlossen und 1 noch theilweise frei. Die einschließenden, darüber gelegenen, viel kleineren Zellen sind Stomatoblasten (*Sta.B*), aus denen weiterhin das Mund- und Rüsselepithel gebildet wird. Der Urdarm wird von 5 Entodermzellen begrenzt. Links ist das Vorderende des bereits mehrschichtigen Cölomesoblasten getroffen.

Fig. 56. Hintere Hälfte eines Eies ähnlichen Stadiums von links. In der Region, wo später der Paratroch auftritt, liegen 2 durch ihre Größe ausgezeichnete Zellen, von denen die untere ganz, die obere, in Theilung begriffene, nahezu ganz vom Ectoderm bedeckt ist. Wahrscheinlich haben wir es

mit den von *d* 15 abstammenden (vergl. Taf. 3 Fig. 39), weiter entwickelten (linken) Nephroblasten zu thun. Die faltig gewordene Eihaut ist unter Bildung der definitiven Cuticula in Ablösung begriffen. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 57. Optischer Schnitt durch die linke Hälfte eines Eies in ähnlichem Stadium, in welchem die theilweise abgelöste Eihaut durch Substanzbrücken mit der neugebildeten Cuticula noch zusammenhängt. Der Schnitt hat auch eine Pädomesoblastzelle sowie mehrere Entodermzellen getroffen. Präp. $^{415}/_{1}$.

Fig. 58. Nach einem der Dotterhaut verlustig gegangenen, im lebenden Zustande total mit feinsten Cilien bedeckten Embryo von unten. Hinter der Anlage des Gehirns diejenige des Prototrochs. Der definitive Mund ist in Bildung begriffen, wobei sich die Stomatoblasten kranzförmig um die Einstülpung angeordnet haben. Hinten die Anlage des Paratrochs. Die beiden in der Tiefe liegenden Cölomesoblasten durch ◌ angedeutet. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 58a. Derselbe Embryo bei tiefer Einstellung (im optischen frontalen Längsschnitt). Die aus mehreren Zellschichten bestehende Gehirnanlage wird gegen den Dotter hin von einer Reihe von Pädomesoblastzellen begrenzt. Einzelne solcher befinden sich *zwischen* den die Gehirnanlage zusammensetzenden Elementen. Eine andere Gruppe solcher Pädomesoblastzellen unter der (im optischen Schnitte nicht getroffenen) Oesophagusanlage. Die den Urdarm zusammensetzenden, inmitten des Dotters gelegenen Entodermzellen haben sich bedeutend vermehrt. Eben so haben die beiden Cölomesoblasten (deren Teloblasten sehr in die Augen springen) eine ansehnliche Vermehrung an Zellen erfahren, von denen die peripher gerichteten dem Ectoderm aufs innigste angelagert sind.

Fig. 59. Embryo derselben Zuchtserie von der linken Seite. Hinter der Anlage des Gehirns diejenige des Prototrochs. Im hinteren Drittel die Anlage des Paratrochs, und zwar wird die Anlage des definitiven Paratrochs durch 2 durch ihre riesigen Kerne ausgezeichnete Zellen repräsentirt. Eben solche 2 Zellen finden sich auch auf der anderen Seite. Zwischen den beiden Trochanlagen, von der Mundregion ausgehend bis zum Bauchstrangteloblasten (Neuroteloblast), lassen sich bereits dichter stehende, reihenförmig angeordnete Zellen erkennen, nämlich die bald scharf hervortretenden Bauchplatten. Die Lage des Cölomesoblastes ist durch ◌ angedeutet. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 60. Linke Seite eines Embryos derselben Zuchtserie von unten im optischen frontalen Längsschnitte. Man beachte, wie hart der Cölomesoblast an das Ectoderm gerückt ist, und wie gerade über dem Cöloteloblasten der Neuroteloblast und die Paratrochanlage sich befinden. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 61. Vordertheil eines Embryos von unten; nur die mittlere scharf in den Focus fallende Partie wurde ausgeführt. Zwischen Gehirnanlage und Mund verläuft ein dreireihiger Zellengürtel. Die 2 oberen kleinzelligen Reihen repräsentiren den provisorischen Prototroch, aus der 3. größeren Zellreihe entwickelt sich weiterhin der definitive. Die von den eingestülpten Stomatoblasten umgebene Mundöffnung erscheint nun als scharf begrenzter Spalt. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 61a. Die unter und etwas hinter dem Munde gelegene Oesophagusanlage desselben Embryos. Die Umrisse des Mundes und der Stomaanlage bei hoher Einstellung eingezeichnet.

Fig. 62. Hintertheil eines Embryos derselben Zuchtserie von der rechten Seite zur Demonstration der durch ihre Größe ausgezeichneten Zellen der definitiven Paratrochanlage. Die Zellgrenzen waren nicht zu erkennen. Die Umrisse des tief gelegenen rechten Cölomesoblasten durch ◯ angedeutet. Präp. $^{415}/_{1}$.

Fig. 63. Linkes Hintertheil eines auf dem Rücken liegenden Embryos derselben Zuchtserie im optischen frontalen Längsschnitte. Am hinteren Körperpol hat sich eine Einbuchtung und anschließend daran eine in den Dotter hineinragende, an das Ende des Urdarmes stoßende Ectodermknospe gebildet, nämlich die Anlage zu dem nicht zur Ausbildung gelangenden Proctodäum. Eine der großen, zur Anlage des definitiven Paratrochs gehörigen Zellen wurde getroffen, die halb im Ectoderm steckt, halb in den Dotter hineinragt, resp. an den Cöloteloblasten angrenzt. Die Polzelle des letzteren ist in Theilung begriffen. Die Pädomesoblastzellen haben eine bedeutende Größenzunahme erfahren. Präp. $^{415}/_{1}$.

Fig. 64. 52. Querschnitt durch einen ähnlichen Embryo einer anderen Zuchtserie. Die Richtung des Schnittes ist etwa 45° zur Längsachse, so dass der Schnitt links die Region des Troches, rechts die des rechten Cölomesoblasten traf. Die Stomatoblasten haben sich epithelartig gruppirt. Unter ihnen liegen die Oesophagoblasten. Der geräumige Urdarm wird von den zum Theil mit Plasma versehenen Entodermzellen begrenzt. Die Kerne letzterer sind unregelmäßig, vieleckig und sehr chromophil geworden. $^{415}/_{1}$.

Fig. 64a. 53. Schnitt derselben Serie. Links der Prototroch, rechts ein Bauchstrangteloblast (*N. T*?) getroffen.

Fig. 64b. 55. Schnitt derselben Serie. Die Oesophagusanlage stößt dicht an den Urdarm. Eine Entodermzelle in Theilung begriffen. Rechts wurde der Cöloteloblast getroffen.

Fig. 64c. 57. Schnitt derselben Serie. Man beachte die Geräumigkeit des nie zur Function gelangenden Urdarmes.

Tafel 5, Fig. 65—71, fünfter Tag, und Fig. 72—75, sechster Tag.

Fig. 65. Flächenansicht eines auf dem Rücken liegenden (etwas nach links gedrehten) Embryo, an dem sich nun in Folge der fortgeschrittenen Ausbildung der Troche die 3 Regionen, nämlich Prostomium, Soma und Pygidium deutlich erkennen lassen. Ferner sind die von der Mundregion jederseits bis zum Paratroch hin sich erstreckenden Bauchplatten scharf hervorgetreten. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 66. Optischer frontaler Längsschnitt durch einen auf dem Bauch liegenden (etwas nach links gedrehten) Embryo derselben Zuchtserie. Die Gehirnanlage ist noch unpaar. An Stelle der provisorischen haben die großen, hellen, definitiven Trochzellen, aus denen sich weiterhin die prismatischen Platten entwickeln, Cilien ausgebildet. Das Urdarmepithel ist nur noch durch die eigenthümlich gestalteten Kerne vertreten. Der Mund wurde bei tiefer Einstellung durch ◯ angedeutet. Der Schnitt traf beide innig an einander liegenden Keimstreife der rechten Seite. Die Bauchplatte ist stellenweise zweischichtig. Der Neuroteloblast liegt gerade vor dem Paratroch. Auch der mesodermale Keim-

streif ist hinten zweischichtig; seine unter dem Neuroteloblasten gelegene Polzelle hat einen nach hinten gerichteten Fortsatz gebildet. Das ephemere Proctodäum ist noch deutlich. Die sehr reducirte Urdarmhöhle liegt tiefer als die Schnittfläche. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 67. Der größte Theil der rechten Bauchplatte eines auf dem Rücken liegenden Embryo ähnlichen Stadiums. Insbesondere die äußeren Zellen zeigen eine reihenförmige Anordnung. Die Zellgrenzen waren nur theilweise erkennbar. Die Lage des Kernes des rechten Cöloteloblasten wurde (bei tiefer Einstellung) durch ◌ angedeutet. Präp. $^{500}/_{1}$.

Fig. 68. Linke Seite eines verticalen Längsschnittes durch einen Embryo ähnlichen Stadiums. Der Schnitt traf vorn einen Theil der Gehirnanlage und ein sich an dieser inserirendes Bündel von larvaler (aus den Pädomesoblastzellen stammender) Muskulatur, hinten einen Theil der linken Bauchplatte und des linken Cölomesoblasts. Die meisten embryonalen Zellen haben von den verflüssigten Dotterkügelchen in sich aufgenommen. Um die Entodermkerne haben sich stellenweise Protoplasmaansammlungen gebildet. $^{415}/_{1}$.

Fig. 68a. Theil des viertnächsten Schnitts derselben Serie. Gehirn- und Oesophagusanlage wurden getroffen. Larvale Muskeln scheiden diese Anlagen vom Ectoderm und letzteres vom Dotter. Einzelne Pädomesoblastzellen noch als solche kenntlich. $^{415}/_{1}$.

Fig. 68b. Theil eines noch mehr medianwärts geführten Schnittes derselben Serie. Gehirn- und Stomaanlage wurden getroffen. Die Mundhöhle ist mit Dotter angefüllt. Zahlreiche larvale Muskeln umspinnen genannte Anlage. Auch hier einzelne Pädomesoblastzellen noch wenig verändert. $^{415}/_{1}$.

Fig. 69. Theil eines Querschnittes durch einen Embryo ähnlichen Stadiums. Der Schnitt hat die Region der Oesophagusanlage getroffen. Man sieht eine Pädomesoblastzelle, von der ein Ausläufer in das Ectoderm und ein entgegengesetzt gerichteter in den Dotter eingedrungen ist. $^{650}/_{1}$.

Fig. 70. Theil eines Schnittes von einer Querschnittserie durch einen Embryo ähnlichen Stadiums. Der Schnitt hat theilweise den Prototroch sowie die Gehirnanlage getroffen. Gehirn- und Prototrochzellen grenzen unmittelbar an einander. Ein starker larvaler Muskel scheidet Ectoderm und Dotter. Fortsätze dieses Muskels lassen sich zu den Ectodermzellen verfolgen. $^{650}/_{1}$.

Fig. 71. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt eines Embryo ähnlichen Stadiums. Auf der rechten Seite wurde der mit einem Ausläufer versehene Cöloteloblast getroffen. Links ein zwischen Ectoderm, resp. Bauchplatte und Dotter verlaufender larvaler Muskel, welcher Fortsätze in die Haut abgiebt. Auch inmitten des Dotters verlaufen larvale Muskeln, die sich theilweise zu Pädomesoblastzellen hin verfolgen lassen. Vom Urdarmepithel sind nur noch die Kerne zu sehen, von denen einzelne mit Protoplasmaansammlungen umgeben sind. $^{370}/_{1}$.

Fig. 71a. Rechte Hälfte eines um 3 Schnitte weiter vorn gelegenen Querschnittes derselben Serie. Der mehrschichtige Cölomesoblast ist getroffen. Einzelne Entodermkerne lassen ihren Zusammenhang mit den vielfach verzweigten und unter einander anastomosirenden plasmatischen Zellleibern erkennen. $^{370}/_{1}$.

Fig. 72. Flächenansicht eines auf dem Rücken liegenden Embryo. Die Bauchplatten haben sich bedeutend ausgedehnt, so dass sie vom Proto- bis

zum Paratroch nahezu die ganze Bauchfläche des Somas einnehmen. Das Gehirn ist nun zweitheilig geworden. Die (tief gelegene) Oesophagusanlage durch ◌ angedeutet. Präp. $^{415}/_{1}$.

Fig. 73. Theil der Flächenansicht eines ähnlichen auf dem Rücken liegenden Embryo. Die Zellenmosaik der linken Bauchplatte ist zum größten Theil wiedergegeben. Man sieht, wie (im Vergleich mit Fig. 67) die Zellen nicht mehr so sehr in Längsreihen, als vielmehr in Querreihen angeordnet stehen. Auffallend viele dieser Zellen weisen Mitosen auf, und zwar unter sehr verschiedener Richtung der Spindeln. Präp. $^{575}/_{1}$.

Fig. 74. Stück eines Querschnitts durch das Prostomium eines Embryo ähnlichen Stadiums. Das zweitheilig gewordene Gehirn ist durch eine Brücke in Bildung begriffener Nervenfasern verbunden. Zwischen Gehirn und Ectoderm existirt an der vom Schnitte getroffenen Stelle keine scharfe Grenze. Sowohl dorsal als ventral wird des Gehirn (so weit als es nicht mit dem Ectoderm verschmolzen ist) von Dotter (und Entodermzellen) begrenzt. $^{415}/_{1}$.

Fig. 75. Larvale Muskelzelle aus einem ähnlichen Querschnitt. Der eine Ausläufer begrenzt das Ectoderm nach dem Dotter zu, der andere ragt in den Dotter hinein. $^{575}/_{1}$.

Tafel 6, Fig. 76—89, siebenter Tag.

Fig. 76. Flächenansicht eines auf dem Rücken liegenden Embryo. Die Bauchplatten sind in 7 Segmente getheilt. Die Lage der Augen wurde bei tiefer Einstellung durch ◌ angedeutet. Man beachte, wie die Anlagen des Gehirns, des Oesophagus und die Bauchplatten auch äußerlich ihren Zusammenhang erkennen lassen. An der mit *U.G* bezeichneten Stelle gelangt das untere Schlundganglion zur Entwicklung. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 77. Oberflächenansicht eines ähnlichen Embryo im Profil zur Demonstration der voluminösen, insbesondere in der Region des Prostomiums und Pygidiums zur Entwicklung gelangten Drüsen. Die Lage des Gehirns, der Oesophagusanlage und der Bauchplatten ist durch deren Umrisse angedeutet. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 78. Optischer frontaler Längsschnitt durch einen ähnlichen auf dem Rücken liegenden Embryo zur Demonstration der in Somite zerfallenen Cölomesoblasten. Den 7 Segmenten der Bauchplatten entsprechen 7 Mesoblastsegmente oder Somite. Außer diesen lassen sich aber an den bis zum Gehirn reichenden Mesoblaststreifen noch mehrere (rechts 4, links 3) der Kopf-Mundregion zugehörige Somite erkennen. Über der zweitheilig gewordenen Oesophagusanlage ist (bei hoher Einstellung) die Lage des Mundes durch ◌ angedeutet. Die Augen liegen auf ventralen Hervorragungen des Gehirns. Die den Dotter durchwachsenden Fortsätze der Entodermzellen lassen stellenweise ihr Anastomosiren erkennen. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 79. Theil eines optischen frontalen Längsschnittes durch einen ähnlichen auf dem Rücken liegenden Embryo. Vom Gehirne, und zwar von der Region der Augenhügel ist auf beiden Seiten ein nervöser Fortsatz ausgewachsen, nämlich die Schlundringanlage. Den 8 Bauchplattensegmenten

entsprechen eben so viele Somite. Außerdem sind aber noch 3 multiple der Kopf-Mundregion zugehörige Somite vorhanden. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 80. Frontaler Schnitt durch einen ähnlichen auf dem Rücken liegenden Embryo. Dieser Schnitt hat einen Theil des nicht mehr äquatorial, sondern etwas zur Querachse, und zwar rostral, geneigt verlaufenden Prototrochs sowie die Oesophagusanlage getroffen. Letztere erscheint nun in Form von 3 Taschen, die in Wahrheit in continuirlichem Zusammenhang stehen. In der bisher soliden Anlage hat sich ein Lumen zu bilden begonnen. Die mittlere Tasche ist derjenige Theil, welcher späterhin die Verbindung mit dem Mitteldarm herstellt. Zahlreiche Larvenmuskeln lassen sich noch zu ihr verfolgen. Außerdem hat der Schnitt (insbesondere links) einen Theil der Bauchplatte getroffen, wo die Segmentirung durch die reihenförmig der Quere nach angeordneten Kerne kenntlich wird. Man beachte die von der Bauchplatte zur Oesophagusanlage hinziehende Zellbrücke sowie den benachbarten Blastocölspalt. Auch ein Theil der in Bildung begriffenen definitiven Darmhöhle wurde getroffen. $^{415}/_{1}$.

Fig. 81. Querschnitt durch die Kopfregion eines ähnlichen Embryo. Der Schnitt hat das Gehirn und links das in die Gehirnsubstanz eingebettete Auge, sowie ventral den Prototrochnerv getroffen. Über diesem Nerven liegt eine Reihe auffallend großer Kerne. In den zugehörigen Zellen haben wir wahrscheinlich die Prototrochganglienzellen vor uns. Dorsal und ventral verläuft vom Gehirn zu den Medianlinien hin je ein Larvenmuskel. $^{650}/_{1}$.

Fig. 82. Rechter Theil eines Querschnitts aus derselben Serie durch den unmittelbar hinter der Oesophagusanlage gelegenen Körperabschnitt. An den Bauchplatten haben sich mediad die Anlagen der Bauchstrangganglien abgegliedert. Zwischen diesen beiderseitigen Anlagen das Neurotrochoid. Darüber ein Bündel von zur Oesophagusanlage gehörigen Larvenmuskeln. Aus diesem Querschnitt erhellt, einen wie großen Theil des Leibesumfanges schon die Cölomesoblasten, resp. die Somite umspannen. Im Dotter beginnt die definitive Darmhöhle zu entstehen. $^{415}/_{1}$.

Fig. 83. Rechter Theil eines Querschnittes aus derselben Serie durch die Region des Paratrochs. In den zum Theil getroffenen Bauchplatten lassen sich zwar mediad die künftigen Ganglienanlagen durch Häufung der Elemente erkennen, aber deren Abgrenzung hat in dieser Region noch nicht stattgefunden. Von dem linken Cölomesoblaststreifen ist der unterste noch nicht in Somite getheilte Abschnitt getroffen. Die Entodermzellen erweisen sich sehr reich verzweigt. Larvale Muskelzellen bilden die Grenzschicht zwischen Ectoderm und Dotter. $^{415}/_{1}$.

Fig. 84. Querschnitt einer anderen Serie von einem ähnlichen Embryo. Der etwas schief geführte Schnitt hat den Mund, das Stoma und die Oesophagusanlage getroffen. Letztere besteht scheinbar aus 3 Taschen, repräsentirt aber in Wirklichkeit Eine continuirliche Anlage. Die mittlere Tasche ist der Theil, welcher späterhin die Verbindung mit dem Mitteldarm herstellt. Auf der linken Seite ist noch ein Ausläufer der Bauchplatte erkennbar; auch ist hier der Cölomesoblast (das Somit) deutlich. Links und rechts von der Oesophagusanlage je ein Blastocölraum. $^{415}/_{1}$.

Fig. 85. Theil eines Querschnitts derselben Serie scharf hinter der Oesophagusanlage (von der noch ein Stück getroffen). Der Schnitt ging durch die ventral mediane, vordere Verbindungsbrücke der beiden Bauchplatten

(vergl. Fig. 76 *U.G*), nämlich durch die Anlage des unteren Schlundganglions. Darüber der rechte Cölomesoblast, resp. ein Somit, dessen untere Partie hier eine Höhle einschließt. Vergleiche Fig. 91 und Text. $^{415}/_{1}$.

Fig. 86. Theil eines frontalen Längsschnittes durch einen ähnlichen, auf dem Rücken liegenden Embryo. Gehirn und Prototroch wurden getroffen. Die Zellen des letzteren bestehen nun schon aus den definitiven, Platten ähnlichen Zellen mit langen Cilien. $^{650}/_{1}$.

Fig. 87. Theil eines frontalen Längsschnittes derselben Serie durch die Region des Paratrochs. Auch hier haben die Trochzellen sich ihrem definitiven Charakter genähert. $^{650}/_{1}$.

Fig. 88. Theil eines verticalen Längsschnittes von einem ähnlichen Embryo. Man erkennt hier, wie die anastomosirenden Entodermzellen auch Ausläufer an das Ectoderm, resp. an die Ectoderm und Dotter von einander scheidenden Larvenmuskeln heransenden, und wie jene Ausläufer mit diesen Muskeln eine innige Verbindung eingehen. $^{650}/_{1}$.

Fig. 89. Theil eines Querschnitts durch einen ähnlichen Embryo zur Demonstration einer in mitotischer Theilung begriffenen Entodermzelle. $^{650}/_{1}$.

Tafel 7, Fig. 90—95, achter Tag.

Fig. 90. Oberflächenansicht eines auf dem Rücken liegenden Embryo. Die Zahl der Bauchplattensegmente ist auf 10 gestiegen. Abgesehen von dem ersten (Mundsegment), dem vorletzten und dem letzten (Sprosssegment), haben sich in allen Segmenten median beiderseits oberflächlich als helle Würfel erscheinende Partien abgegliedert, nämlich die Anlagen der Bauchstrangganglien. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 91. Optischer, frontaler Schnitt (der linken Seite) durch denselben Embryo. Man sieht, wie hier nur noch in der mittleren Somaregion die Segmentgrenzen der Bauchplatten und des Cölomesoblasts (Somite) zusammenfallen. Dem Sprosssegment der Bauchplatten entsprechen 5 Somite, und in der Mund-Kopfregion sind etwa 4 Somite überzählig. Die an den Somiten der Oesophagusregion eingetretene Spaltung stellt den ersten Schritt ihrer Umwandlung in die Gehirn-Rüsselmuskulatur dar. $^{370}/_{1}$.

Fig. 92. Stück eines Querschnitts durch den hinteren Theil des Somas eines ähnlichen Embryo. Auch hier kann man sich von der Abgliederung der Bauchstrangganglien überzeugen. Man beachte ferner die innige Verbindung der Entodermzellen mit solchen der benachbarten Somite. $^{650}/_{1}$.

Fig. 93. Stück eines frontalen Längsschnitts durch einen ähnlichen Embryo. Der Schnitt hat die ventrale Partie des Gehirns, insbesondere den in den Schlundring sich fortsetzenden Faserstrang, sowie die Augen getroffen. Letztere liegen fast allseitig von Gehirnzellen und Fasern eingeschlossen, und bestehen je aus einer großen, hellen Zelle mit Kern und Pigment (Sehzelle). Man beachte, wie die großen Drüsen des Prostomiums sich zwischen die Elemente des Gehirns hineinzudrängen beginnen. $^{415}/_{1}$.

Fig. 94. Stück eines frontalen Längsschnitts durch einen ähnlichen Embryo. Der Schnitt hat eine mehr dorsal gelegene Partie des Gehirns sowie den Prototroch getroffen, dessen Zellen bereits die charakteristischen Endplatten aufweisen. Die das Auge repräsentirende Sehzelle ist allseitig von Ganglienzellen eingeschlossen, und inmitten des Pigmentes ist ein dichterer, linsenartiger Körper erkennbar. $^{825}/_{1}$.

Fig. 95. Stück eines Querschnitts durch einen ähnlichen Embryo, und zwar mitten durch den Paratroch. Die den letzteren zusammensetzenden Flimmerzellen bestehen distal aus hohen prismatischen, homogenen Platten,

welche den Kernen aufsitzen, und das spärlich letztere umgebende Zellplasma zerfällt basal in feine Fäden, welche mit den unter dem Paratroch hinziehenden Larvenmuskeln zu verschmelzen scheinen. $^{825}/_{1}$.

Tafel 8, Fig. 96—107, neunter bis zwölfter Tag.

Fig. 96. Rechte Hälfte eines auf dem Rücken liegenden Embryo. Es sind 10 Bauchstrangganglien zur Abgliederung gelangt. Das im Bereiche des Oesophagus gelegene untere Schlundganglion war nicht erkennbar. Im seitlichen Theil der Bauchplatten, unter dem Ectoderm, sieht man eine Reihe von 8 eben so vielen Segmenten entsprechenden großen, hellen Zellen, die Anlagen der Parapodien. Die Anlage des 1. dem Mundsegment zugehörigen war nicht zu sehen. Präp. $^{370}/_{1}$. (NB. In der Figur wurde die Anlage des 2. Parapods irrthümlich als diejenige des 1. bezeichnet.)

Fig. 97. Optischer Schnitt durch einen ähnlichen, halb auf der linken Seite, halb auf dem Bauch liegenden Embryo. Median dorsal auf dem aus 12 Ganglienanlagen bestehenden Bauchstrange zieht der von vorn nach hinten allmählich an Breite abnehmende Nervenfaserstrang. Von den Ganglienanlagen haben sich die vorderen 8 bereits vom darüber gelegenen gleich segmentirten Ectoderm abgelöst. In den hinteren 4 ist diese Scheidung noch nicht eingetreten. Man sieht, wie das Neurotrochoid vom Prototroch bis zur Pygidiumspitze sich fortsetzt. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 98. Verticaler Längsschnitt durch einen ähnlichen Embryo. Der etwas schief zur Medianlinie geführte Schnitt hat Darm, Gehirn, Somite und Bauchstrang getroffen. Der nun eine geräumige Höhle aufweisende Darm ragt noch weit über die Mundregion in den Kopf hinein. Ein Blastocölspalt trennt diesen Kopfdarm theilweise vom Gehirn. Von den riesigen Drüsenkörpern drängen sich einzelne in die Tiefe, vorn bis zum Gehirn, hinten bis zum Darme und den Keimstreifen. Der Oesophagus nähert sich seinem Durchbruche in den Mitteldarm. Mehrere Somite wurden getroffen, die theilweise schon geräumige, durch Dissepimente getrennte Cölomhöhlen aufweisen. Am Hinterende ist aber der Cölomesoblast noch solide. Vom Bauchstrange wurde hauptsächlich die Faserpartie getroffen, und in ihr erscheint als dunklerer Strang die Anlage der Neuroglia. Vor dem Prototroche, in der Vorderregion des Schlundringes, gabelt sich dieser Strang derart, dass der eine Ast zwischen Gehirn und Ectoderm zur Kopfspitze und der andere in die Gehirnsubstanz selbst eindringt. $^{415}/_{1}$.

Fig. 99. Rechte Hälfte eines frontalen Längsschnitts durch einen auf dem Rücken liegenden Embryo derselben Zuchtserie. Der Schnitt hat das Gehirn, den Mund, den Bauchstrang, sowie eine Anzahl von Somiten getroffen. Die Anlage der Neuroglia, welche in Wirklichkeit ein frontal verlaufendes Band darstellt, wurde hier nur in 2 Punkten getroffen, so dass im Schnitte der Anschein entsteht, als ob 2 Stränge vorhanden wären. Man vergleiche den tiefer geführten Schnitt der Fig. 101. $^{415}/_{1}$.

Fig. 99a. Rechte Seite eines um 5 Schnitte weiter dorsad gelegenen frontalen Längsschnitts derselben Serie. Gehirn, Oesophagus, Mitteldarm und eine größere Anzahl von Somiten wurden getroffen. Die Oesophagusanlage besteht scheinbar aus 3 Taschen, die in Wahrheit nur die Durchschnitte eines gefalteten Rohres darstellen. Die mittlere Tasche ist nun ihrem Durchbruche in den Mitteldarm nahe; die seitlichen Taschen stehen noch in ziemlich breitem zelligem Zusammenhange mit dem Gehirn. Im Zellennetze des Mitteldarms schließen sich die Maschen

um die Dotterkügelchen immer enger, und eben solche Zellen begrenzen jetzt das definitive Darmlumen. Im Bereiche des Oesophagus sind die früheren Somite in der Umwandlung zu Rüsseltractoren begriffen; weiterhin wurden mehrere Somite durchschnitten, caudad ist aber der Cölomesoblast noch solide. Längs des Ectoderms verlaufend, lassen sich die ersten definitiven Längsmuskelfasern erkennen. $^{415}/_{1}$.

Fig. 100. Rechte Seite eines Querschnitts durch einen Embryo derselben Zuchtserie. Der nicht ganz rechtwinklig auf die Längsachse geführte Schnitt geht durch den Mitteldarm, die Oesophagusanlage und das untere Schlundganglion. Man sieht, wie die mittlere Tasche der Oesophagusanlage einerseits zu baldigem Durchbruch in den Mitteldarm vorgedrungen ist, andererseits noch in directem zelligem Zusammenhange mit dem unteren Schlundganglion steht. In diesem Ganglion, resp. im Grenzgebiet zwischen Ganglion und Oesophagus, liegen 3 große helle Zellen mit auffallend kleinen, sehr chromophilen Kernen, welche zur Neuroglia gehören. Der Cölomesoblast erstreckt sich an dieser Stelle bereits beiderseits bis zum Rücken hinauf, und durch seine Spaltung in Somatopleura und Splanchnopleura ist eine geräumige Cölomhöhle entstanden. Die rundlichen Vorsprünge der Somatopleura in diese Höhle sind die durchschnittenen Anlagen der Rüsselretractoren. Zwischen Oesophagusanlage und Schlundganglion treten zum ersten Mal transversale Muskeln auf, und längs dem Ectoderm sind definitive Ringmuskeln zu erkennen. $^{415}/_{1}$.

Fig. 100a. Nächster Querschnitt. Nur der Bauchstrang, und auch von diesem nur die Fasersubstanz, sind wiedergegeben, um die Fortsetzung der Neurogliaanlage zu demonstriren. Man sieht hier noch eine mehr ihrer Länge nach getroffene Zelle sowie einen quer durchschnittenen Strang, von dem nach beiden Seiten eine horizontale Platte abgeht. Außerdem im Faserstrang 2 blasse Kerne, die wahrscheinlich auch zur Neuroglia gehören. $^{415}/_{1}$.

Fig. 100b. Nächster Schnitt. In diesem und in den folgenden beiden liegt über dem Bauchstrang frei der Magendarm. Von der Neuroglia sind 2 weitere Zellen sowie der Strang mit den seitlichen Platten vorhanden. $^{415}/_{1}$.

Fig. 100c. Nächster Schnitt. Außer den beiden seitlichen Platten gehen von dem Strange noch zwei median ventrad gerichtete, convergirende Platten aus. $^{415}/_{1}$.

Fig. 100d. Nächster Schnitt. Ähnlich wie voriger; die medianen Platten stehen mit wahrscheinlich zur Neuroglia gehörigen Kernen in Verbindung. $^{415}/_{1}$.

Fig. 100e. Nächster Schnitt. Hier und im folgenden sind Darm und Bauchstrang noch nicht von einander geschieden. Die medianen Platten verästeln sich im Fasergewebe des Bauchstranges. $^{415}/_{1}$.

Fig. 100f. Nächster (durch die Paratrochregion geführter) Schnitt der Serie, dessen linke Seite ganz ausgeführt ist. Von der Neurogliaanlage figuriren hier nur noch die 2 seitlichen Platten, und an Stelle der ventralen liegen 2 große blasse Zellen, deren Kerne sehr an die weiter vorn im Fasergewebe des Bauchstranges gelegenen erinnern. Im Mesoderm ist links das Cölom nur ventral ausgebildet, wogegen es rechts schon bis zum Rücken herauf reicht. Von der definitiven Muskulatur ließen sich (quer durchschnittene) Längs- sowie Ringfasern erkennen. Erstere im Bereiche des Somits, letztere zwischen Ecto- und Mesoderm. Im Darme erscheinen nun die Maschen des den Dotter umspinnenden Zellnetzes sehr eng. $^{415}/_{1}$.

Fig. 101. Stück eines frontalen Längsschnitts durch einen Embryo derselben Zuchtserie. Man sieht an dem tiefer als der von Fig. 99 geführten Schnitte, wie außer den horizontal und median-vertical gerichteten Platten der Neurogliaanlage auch noch segmentale, quer-vertical gerichtete vorhanden sind, welche sich in Folge ihrer großen Zartheit zwar der

Wahrnehmung in Querschnitten entziehen, dagegen in Längsschnitten wenigstens stellenweise erkennen lassen (vergl. Fig. 98 und 99). Man beachte noch die zwischen dem Bauchstrang und Ectoderm gelegenen definitiven Längsmuskelfasern. $^{415}/_{1}$.

Fig. 102. Optischer Schnitt durch einen nahezu im Profil (auf der rechten Seite) liegenden Embryo. Die Lage des Mundes wurde bei höherer, diejenige des Afters bei tieferer Einstellung durch ◌ angedeutet. Prostomium und Pygidium haben dem Soma gegenüber bedeutend an Größe abgenommen. Der bisher in Form von 3 Taschen gefaltete Oesophagus hat eine partielle Streckung erfahren, ohne dass jedoch der Durchbruch in den Mitteldarm erfolgt wäre. Letzterer ragt nun bis zur Pygidiumspitze, an der ohne sichtliche Betheiligung des Ectoderms dorsad der After durchgebrochen ist. Der Bauchstrang besteht nun, abgesehen von der Sprossungszone, aus 12 Ganglien, von denen die vorderen 8 sich bereits vom Ectoderm abgelöst haben und die 4 hinteren noch mit diesem verschmolzen sind. Dieser Gliederung entspricht auch diejenige des Somas, nur dass im 1. Segment (im Mundsegment), in welches später das 1. Ganglion (das untere Schlundganglion) hineinrückt, im vorliegenden Stadium der Schlundring verläuft. Ferner entspricht dieser Gliederung diejenige des Mesoderms vom 7. Segment ab, indem der vor diesem gelegene Theil des Somas zwar tief ventral Somiten erkennen lässt, nicht aber seitlich und dorsal, wo ein Theil des betreffenden Materials in der Bildung des cerebro-parietalen und der Rüsselmuskulatur aufgegangen ist. Präp. $^{370}/_{1}$.

Fig. 103. Rechte Seite eines frontalen Längsschnitts durch einen auf dem Bauch liegenden Embryo ähnlichen Stadiums, bei dem der Oesophagus noch in Falten gelegen hatte. Mehrere Somite wurden angeschnitten, in denen von Dissepiment zu Dissepiment Reihen auffallend großer Zellen als Anlagen der provisorischen Nephridien hinziehen. $^{415}/_{1}$.

Fig. 103a. Das durch die 2 Pfeile bezeichnete Stück des vorhergehenden Schnittes stark vergrößert. Außer den Nephridienanlagen und Dissepimenten beachte man die innige Vereinigung zwischen Entoderm und Splanchnopleura. $^{900}/_{1}$.

Fig. 104. Stück eines Querschnitts durch diejenige Körperregion eines Embryo derselben Zuchtserie, wo Bauchstrang und Haut noch verschmolzen sind. Eine neurale Parapodanlage mit mehreren Kernen und einer in Bildung begriffenen Borste wurde getroffen. Zwischen Somatopleura und Ectoderm lassen sich Ringmuskeln erkennen. $^{900}/_{1}$.

Fig. 105. Ventrale Partie des Mitteldarmes aus einem fast unmittelbar hinter dem Oesophagusende geführten Querschnitte zur Demonstration des in Form einer Darmrinne zur Anlage gelangenden Nebendarmes. Die dunklen Körner in den Entodermzellen repräsentiren das gelbe in Alcohol und Äther unlösliche Pigment. $^{650}/_{1}$.

Fig. 105a. Mehr gegen die Mitte des Embryo hin geführter Querschnitt derselben Serie, wo die Nebendarmanlage bereits eine tiefere Rinne darstellt. $^{650}/_{1}$.

Fig. 105b. Ventrale (nicht ausgeführte) Partie des Mitteldarmes aus einem noch weiter hinten durch denselben Embryo geführten Querschnitt. Das End der in Form einer flachen Rinne verstreichenden Nebendarmanlage is getroffen. $^{650}/_{1}$.

Fig. 106. Stück eines verticalen Längsschnittes durch einen ähnlichen Embryo bei oberflächlicher Einstellung zur Demonstration der hervorgetretenen Hautdrüsen. $^{900}/_{1}$.

Fig. 107. Dasselbe Object bei tieferer Einstellung, wo die zugehörigen Zellen hervortreten. $^{900}/_{1}$.

Tafel 9, Fig. 108—119, Larven, erster bis achter Tag.

Fig. 108. Kurz nach ihrem Ausschwärmen getödtete Larve im Profil. Proto- und Paratroch mit sehr ausgebildeten Cilien. Auch diejenigen des Neurotrochoids flimmern sehr lebhaft. Das Auge weist nun eine deutliche von Pigment umfasste Linse auf. 13 Parapodpaare und 13 Bauchstrangganglien sind vorhanden, und ihnen entsprechend erweist sich auch das Soma segmentirt. Im Pygidium erscheint der Enddarm blasenförmig erweitert. Präp. $^{240}/_{1}$.

Fig. 109. Querschnitt durch die Mundregion einer ähnlichen Larve. In Folge ihrer Contraction hat sich der Divertikel des Mitteldarmes wieder in die Kopfregion vorgeschoben. $^{415}/_{1}$.

Fig. 109a. Linke Hälfte eines Querschnitts derselben Serie durch die Körpermitte. Das Bauchstrangganglion ist sowohl nach außen, als auch nach innen gegen die anderen Organe abgegrenzt. Der Mesoblast wurde nahe am entsprechenden Dissepimente getroffen. $^{650}/_{1}$.

Fig. 110. Rechte Seite eines Querschnitts durch den Prototroch einer ähnlichen Larve. Die centralen Ausläufer der Prototrochzellen vereinigen sich mit dem Prototrochmuskel. Das mit einer Linse ausgerüstete Auge liegt noch im Gehirn. In Folge der zur Transversalachse geneigten Stellung des Prototrochs wurde nur sein ventraler Theil vom Schnitte getroffen. $^{650}/_{1}$.

Fig. 110a. Stück aus einem Querschnitte derselben Serie, und zwar durch den Paratroch. Auch hier vereinigen sich die Ausläufer der Trochzellen mit dem den Endtheil des Mitteldarmes umgebenden Paratrochmuskel. Nur ein Theil des Bildes wurde ausgeführt. $^{650}/_{1}$.

Fig. 111. Optischer Schnitt durch das Vordertheil einer im Halbprofil liegenden Larve. Zwischen Augen und Prototroch befinden sich die Anlagen der Wimperorgane. $^{240}/_{1}$.

Fig. 112. Rechte Hälfte eines Querschnitts durch das Körperende einer ähnlichen Larve. Der Schnitt zeigt die riesigen Drüsen und das wenig differenzirte Ectoderm der Afterregion. $^{650}/_{1}$.

Fig. 112a. Linke Hälfte eines Querschnitts derselben Serie durch den hinteren Körpertheil. Der Bauchstrang ist mit dem Ectoderm verschmolzen, und der Cölomesoblast ist noch ganz solid. $^{650}/_{1}$.

Fig. 112b. Linke Hälfte eines Querschnitts derselben Serie durch die Körpermitte. Der Schnitt ist nahe im Bereiche eines Dissepiments geführt. In Folge entsprechender Färbung sind im Ectoderm zahlreiche Hautdrüsen kenntlich geworden. Der Bauchstrang liegt hier frei. Im Darme haben sich die Entodermzellen epithelartig an einander gereiht, und vom Dotter sind in diesen Zellen nur noch kleine Kügelchen zu erkennen. $^{650}/_{1}$.

Fig. 112c. Linke Hälfte eines Querschnitts derselben Serie, und zwar durch die Mundregion. Gehirn und unteres Schlundganglion, sowie der Rüssel mit mehreren Retractoren wurden getroffen. $^{650}/_{1}$.

Fig. 112d. Linke Hälfte eines Querschnitts derselben Serie unmittelbar vor dem Prototroch. Der Schnitt hat den zwischen Gehirn und Haut eingebettet liegenden Prototrochnerven getroffen. Man beachte die riesigen Drüsen, welche theils außerhalb dieses Nerven in der Haut, theils innerhalb im Gehirne ihre Lage haben. $^{650}/_{1}$.

Fig. 113. Optischer Schnitt durch den Vordertheil einer auf dem Bauche liegenden Larve. Man erkennt das Prostomium mit Augen, Gehirn und Wimperorganen sowie 3 Thoraxsegmente mit dem Rüssel und Oesophagus, die Parapodien und Rüsselretractoren. Der Prototroch dagegen ist nicht mehr zu erkennen. $^{240}/_{1}$.

Fig. 114. Linke Seite eines Querschnitts durch die Gehirn-Augenregion einer ähnlichen Larve. Das Auge hat nun seine Lage zwischen Gehirn und Ectoderm. $^{650}/_{1}$.

Fig. 114a. Linke Seite des nächsten Schnitts dieser Serie. Er ist durch das Gehirn und die Ectodermeinstülpung des Wimperorgans geführt. $^{650}/_{1}$.

Fig. 114b. Linke Seite des nächsten Schnitts dieser Serie. Er ist durch das Gehirn und mitten durch das Wimperorgan geführt. $^{650}/_{1}$.

Fig. 114c. Linke Seite des nächsten Schnitts. Er ist durch die Stelle, wo vom Gehirn die linke Schlundringcommissur entspringt, geführt, und an derselben Stelle geht auch der Nerv ab, der das Wimperorgan versorgt. Ventral an diesem Organ inserirt sich sein noch aus den Bildungszellen bestehender Rückziehmuskel. $^{650}/_{1}$.

Fig. 115. Linke Hälfte eines Querschnitts durch die Kopfregion einer Larve, in der der Prototroch der Rückbildung unterliegt. In Folge seiner zur Körperachse geneigten Stellung wurde nur der dorsale Theil getroffen. Man sieht, wie durch die zwischen Gehirn und Trochnerv eingeschobenen Drüsen ein großer Theil dieses Nerven verdrängt wird. In der Peripherie sind noch einzelne Cilien der Flimmerzellen zu sehen, eben so in der Tiefe die Basen solcher Zellen. $^{650}/_{1}$.

Fig. 115a. Stück aus dem zweitfolgenden Querschnitte der Serie. Auch hier sieht man, wie sich zwischen die Basen und die peripheren Theile der Trochzellen Drüsenzellen eingeschoben haben. $^{650}/_{1}$.

Fig. 115b. Stück eines Querschnitts durch den Paratroch von derselben Serie. Obwohl hier noch der allgemeine Habitus der Trochzellen erhalten scheint, so gewahrt man doch gegenüber den früheren Bildern die starke Rückbildung der Platten sowie der Cilien. $^{650}/_{1}$.

Fig. 116. Stück eines Querschnitts durch die Paratrochregion einer ähnlichen Larve. Hier ist die Rückbildung des Paratrochs erfolgt. Nur die Form und Anordnung der Kerne sowie die Vertheilung des Zellplasmas erinnern noch an das Larvenorgan. $^{650}/_{1}$.

Fig. 116a. Linke Hälfte eines Querschnitts durch den Abdomenanfang von derselben Serie. Das Cölom in seiner charakteristischen Gliederung. In der Nierenkammer die Anlage eines provisorischen Nephridiums. In der Darmkammer der aus einem regulären Epithel aufgebaute Darm sammt Nebendarm, und in den Darmzellen lassen sich bereits die bezeichnenden gelben Körnchen erkennen. Vom Bauchstrange wurde eine in der Haut verlaufende Commissur getroffen. $^{650}/_{1}$.

Fig. 117. Stück eines Rüsselretractors nebst Ganglien (Schlundnervensystem) aus einem verticalen Längsschnitte durch eine ähnliche Larve. $^{650}/_{1}$.

Fig. 117a. Zwei isolirt liegende Ganglienzellen von demselben Präparate. $^{650}/_{1}$.

Fig. 118. Optischer Schnitt durch eine Larve mit 13 Parapodpaaren, 13 Körpersegmenten und 13 Ganglien in Profillage. Der Nebendarm reicht vom 7. bis zum 11. Segment. Im Bauchstrange haben sich die Connective ausgebildet. Präp. $^{150}/_{1}$.

Fig. 119. Linke Seite eines Querschnitts durch den Anfang des Abdomens einer ähnlichen Larve. Die Längsmuskulatur tritt nun in Form von Bündeln scharf hervor. Die Somatopleura bildet ein plattes Epithel (Peritoneum). An den Parapodien sind die Protractoren kenntlich. $^{650}/_{1}$.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung . . . . . 1—4

Erster Theil.

I. Entwicklung des Embryos.

Erster Tag . . . . . 4—27
Zweiter Tag . . . . . 28—41
Dritter Tag . . . . . 41—44
Vierter Tag . . . . . 44—54
Fünfter Tag . . . . . 54—57
Sechster Tag . . . . . 58—59
Siebenter Tag . . . . . 59—65
Achter Tag . . . . . 65—68
Neunter und zehnter Tag . . . 68—72
Elfter und zwölfter Tag . . . 72—77

II. Entwicklung der Larve.

Erster bis dritter Tag . . . . 77—79
Vierter und fünfter Tag . . . 79—80
Sechster und siebenter Tag . . 80—82
Achter Tag . . . . . 83—85
Neunter bis achtundzwanzigster Tag 85
Liste der wirklichen Furchung nebst Angaben über die Bedeutung der Zellen . . . . . 86—87
Schema der Theilungsfolge bis zum 128-Zellenstadium . . 88
Anhang zum ersten Theil 89
Zur Methodik . . . . . 89—94

Zweiter Theil.

I. Das Ectoderm.

1. Cuticula und Eihaut . . . . 95—98
2. Epidermis und larvale Drüsen als Excretionszellen . . . . . 98—103
3. Das Trochsystem . . . . 103—113
4. Die ectoderm. Abschnitte des Verdauungstractus . . 113—135
5. Das Nervensystem . . . . 135—166
6. Die Sinnesorgane . . . . 166—169
7. Die Chätopodien 170

II. Das Entoderm.

1. Der Hauptdarm (Mitteldarm) 171—185
2. Der Nebendarm . . . . . 186—188

III. Der Mesoblast.

1. Die Entwicklung des Mesoblasts bei *Capitella* . . . 188—195
2. Vergleich mit anderen Anneliden sowie mit Mollusken und Turbellarien . . 195—207
3. Die Genese des Mesoblasts . . . . . 207—221
4. Die multiplen Somite und die Grenzen der Kopfregion . . . . . 221—230

IV. Über die Abstammung der Anneliden . . . . 231—245

V. Bemerkungen über Furchung und Keimblätter . 245—267

Litteraturliste . . . . . 268—271
Erklärung der Abbildungen . . . . . 272—291

Berichtigungen.

pag. 80 Zeile 4 von oben statt pag. 65 Fig. 80 etc. lies pag. 62 Fig. 80 etc.
statt pag. 70 Fig. 81 etc. lies pag. 64 Fig. 81.
pag. 169 Zeile 3 von unten statt diese von mir supponirte lies diese von Hatschek supponirte.
pag. 189 Zeile 11 von oben statt pflegten lies pflegt.